Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart | 1. April 1970 | Nr. 213

Insektenfossilien aus der unteren Kreide — 1*))**

Verwandtschaftsforschung an fossilen und rezenten Aleyrodina (Insecta, Hemiptera)

(Insecta, Hemiptera)

Von Dieter Schlee, Ludwigsburg

Mit 30 Abbildungen

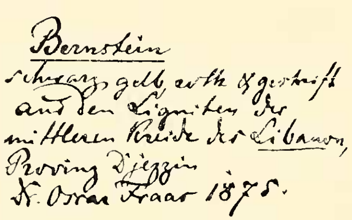
Inhalt

*) Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Ermöglichung der Bernsteinaufsammlung, welche die hier behandelten Kreidefossilien erbrachte.

**) Durchgeführt mit Unterstützung des Sonderforschungsbereichs 53 „Paläontologie mit besonderer Berücksichtigung der Palökologie", Tübingen.

A Einleitung

Die Kenntnis von der Existenz mesozoischen Bernsteins im Libanon gründet sich zwar schon auf die Untersuchungen von RUSSEGGER (1836) und vor allem von FRAAS (1878)[1]); doch ging dieses Wissen bei den Bearbeitern von Bernsteininklusen wieder verloren, bis Prof. Dr. Dr. h. c. W. HENNIG während seiner Studien an Baltischem Bernstein — in dem von Herrn Dr. M. WARTH zur Verfügung gestellten Bernsteinmaterial des Staatl. Museum für Naturkunde in Stuttgart — die Reste der FRAAS'schen Aufsammlungen entdeckte. Das Originaletikett von O. FRAAS, einem früheren Direktor des heutigen Staatl. Museums für Naturkunde in Stuttgart, ist in Abb. 1 reproduziert. Es weist auf den Fundort (Provinz Jezzine, Süd-Libanon), das Alter (nach damaliger Ansicht „mittlere" Kreide — s. u.) und das Aussehen des Libanesischen Bernsteins („schwarz, gelb, roth und gestreift") hin.



1

Abb. 1. Originaletikett von O. FRAAS, das die neuen Untersuchungen auslöste. (In Bezug auf die Altersangabe s. S. 3).

Seit März 1967, dem Datum der Wiederentdeckung, werden von den Mitarbeitern der Abteilung für Stammesgeschichtliche Forschung dieses Museums (Leiter: Professor HENNIG) und, von ihm angeregt, von Mitgliedern des Geologisch-Paläontologischen Instituts Tübingen, Anstrengungen unternommen, Material zu graben, das Alter des fossilen Harzes zu bestimmen, die lithologische und biostratigraphische Gliederung der Lagerstätten zu erarbeiten, in dem Bernstein (Insekten-)Einschlüsse zu finden und diese zu analysieren.

[1]) Von FRAAS angeregte chemische Analysen: JOHN 1876, LEBERT 1876/1878, BRONNER 1878.

Eine Übersicht über Entdeckungsgeschichte, Alter und Einteilung der Bernsteinvorkommen, Bearbeitungsmethoden, bisherige Insektenfunde und die Bedeutung dieses Libanesischen Bernsteins wurde schon an anderer Stelle gegeben (SCHLEE & DIETRICH 1970).

Die hier vorgelegte Bearbeitung der Hemiptera-Aleyrodina bildet den Anfang der Serie „Insektenfossilien aus der unteren Kreide", welche mit der Bearbeitung der Diptera-Empididae (HENNIG, im Druck), Diptera-Psychodidae (HENNIG, in Vorbereitung), Thysanoptera (Fransenflügler, ZUR STRASSEN, in Vorbereitung), Isoptera (SCHLEE, in Vorbereitung) und anderen in allernächster Zeit fortgesetzt wird; weitere Insektengruppen werden in dieser Zeitschrift folgen. Die geologisch-paläontologischen Ergebnisse werden dagegen in „Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie" erscheinen (DIETRICH, in Vorbereitung).

Die phylogenetische Analyse der Kreidefossilien bedingte eine Untersuchung der Frage, welche Aussagen über die Gruppierung der rezenten und tertiären Aleyrodina im (HENNIGschen) Sinne der phylogenetischen Systematik gesichert sind, so daß ein umfangreicher Teil der vorliegenden Arbeit diesem Problem gewidmet ist. Auch wird versucht zu zeigen, aus welchen Gründen HENNIG's Prinzip der Verwandtschaftsforschung anderen Methoden phylogenetischer Analysen („Phaenetik", „missing links") überlegen ist.

B Libanesischer Bernstein: Allgemeine Übersicht

I. Alter

Der „Libanesische Bernstein" lagert in mehreren Horizonten innerhalb der maximal 455 m mächtigen Schicht des sogenannten Grès de base", welche zwischen (gesicherten) Oberjura und (gesichertes Apt eingeschaltet ist und somit Sedimente der Grenze zwischen Jura und Kreide repräsentiert. Den bernsteinfarbenen Schichten kommt also unterste Unterkreide — „Hauterive" des Neokom — als Mindestalter zu.

Da noch nicht sicher ist, wie weit die Obergrenze des Jura über den als sicher Oberjura erkannten massigen Kalken liegt, besteht die Möglichkeit, daß der unterste Teil des „Grès de base" und somit der unterste bernsteinführende Horizont noch zum Jura gehört. Diese Frage wird von geologischer Seite noch untersucht. Die hier behandelten Funde stammen von einem der oberen Horizonte, die sicher zur Unterkreide gehören.

Der „Grès de base" kann lithologisch in vier Abschnitte (SCHLEE & DIETRICH 1970) gegliedert werden, von denen Abschnitt I (80 m über den Oberjurakalken), III und IV Bernsteinlagerstätten enthalten, während geringe Bernstein-Streuvorkommen in allen vier Stufen zu finden sind. (Die genaue Definition und Beschreibung wird in der späteren Arbeit von DIETRICH im N. Jb. Geol. Paläontol. erfolgen.)

Der „Libanesische Bernstein" gehört also der Wende Jura/Kreide an; er weist somit etwa das dreifache Alter (120—140 Mill. Jahre) des tertiären Baltischen Bernsteins (35—40 Mill. Jahre) und erheblich höheres Alter als der „Kanadische Bernstein" aus der Oberkreide (70—80 Mill. Jahre) auf. Er enthält die ältesten mit allen Feinheiten der gesamten Körperoberfläche konservierten Insekten[2]).

[2]) Eine Ausnahme bildet nur die zum Teil sehr gut erhaltene *Rhyniella*.

II. Bedeutung von Unterkreidefossilien

Infolge seines Alters, seiner paläogeographischen Zugehörigkeit und des hervorragenden Erhaltungszustandes der eingeschlossenen Insekten bietet der Libanesische Bernstein Möglichkeiten zur Lösung folgender Probleme:

1. *Entscheidung der Frage, ob die Familien der Diptera und anderer Insekten tatsächlich schon im Jura entstanden* — und somit älter sind als die „Klassen" der Säuger oder Vögel. Die aus dem Jura bekannten (Flügel-)Abdrücke lassen diese Entscheidung nicht eindeutig treffen; dies ist aber möglich, wenn — wie dies tatsächlich der Fall ist — schon Teilgruppen (z. B. Unterfamilien) von Familien als voll körperlich erhaltene Fossilien in dem Bernstein der untersten Unterkreide nachgewiesen werden können.

2. *Zusammensetzung der vor der Entfaltung der Blütenpflanzen vorhandenen Insektenfauna.* Die Entfaltung der Angiospermen beginnt an der Wende Unterkreide/Oberkreide; und so ist der Libanesische Bernstein der bisher einzige fossilhaltige Bernstein vor dieser bedeutsamen Entwicklung.

3. *Untersuchung der Faunenbeziehungen zu den Südkontinenten*: Der Fundplatz des Libanesischen Bernsteins gehört paläogeographisch zum Südrand der Tethys am Nordrand von Afrika, und bis zur Zeit der Ablagerung dieses Bernsteins waren Afrika + Südamerika + Antarktica noch vereinigt (Maack 1969). — Der Libanesische Bernstein ist bisher der einzige (von dem jungen Kopal abgesehen), der über fossile Insekten der Südkontinente Auskunft geben kann.

Zu diesen speziell für den Libanesischen Bernstein zutreffenden Aufschlußmöglichkeiten kommen noch die übrigen für alle Bernstein-Einschlüsse geltenden Vorteile:

4. *Exakte Merkmalsanalyse aller morphologischen Details.* Bisher war dies nur bei quartären, tertiären und obercretazischen Harzeinschlüssen möglich; da kohliges oder schieferiges Einbettungsmedium nicht zur Erhaltung aller Feinstrukturen ausreicht, liegen alle älteren Insektenfossilien nur als Abdrücke — meist nur als isolierte Flügel — vor.

5. *Nachweis für das Mindestalter der gefundenen Teilgruppen* und somit eine Umwandlung der relativen Zeitachse des an rezentem Material erarbeiteten Verwandtschaftsdiagramms in eine absolute.

6. *Indirekter Nachweis der gleichzeitigen Existenz der Schwestergruppe.* Ist aus Untersuchungen an rezenten Formen bekannt, welches die Schwestergruppe einer bestimmten fossil nachgewiesenen Gruppe ist, so kann auf deren gleichzeitiges Vorkommen geschlossen werden, da die gemeinsame Stammgruppe älter als die nachgewiesene Teilgruppe sein muß, die andere Teilgruppe (Schwestergruppe) aber ebenfalls jünger als die Stammgruppe sein muß.

7. *Erkennen der Reihenfolge der Merkmalsentstehung* bei Gruppen, die rezent eine Anzahl von Merkmalen als „Merkmalssyndrom" stets in konstanter Kombination aufweisen.

8. *Einblick in terrestrische Kleintier-Faunen; ökologische und „biologische" Aussagen; Vergleich mit der Wälderfauna des Baltischen Bernsteins.* Die Chance, daß Mitglieder terrestrischer Biocoenosen fossilisiert werden, ist erheblich geringer als in aquatischen Lebensräumen. Dies gilt für Großtiere ebenso wie für kleine Organismen. Die Einbettung in Harz ist aber überhaupt die einzige natürliche Konservierungsmethode, bei welcher lebendfrische Tiere in ihrem natürlichen Lebensraum fixiert

werden. (Einlagerung in Moor- und Faulschlamm-Sedimente setzt im allgemeinen einen passiven Transport in totem Zustand voraus und ergibt — zusammen mit dem Sackungsdruck der Sedimente — Deformierung und teilweise Zerstörung.) Daher gibt eine Ansammlung von Tieren in einem Bernsteinstück einen Einblick in die Tierwelt eines eng begrenzten Areals (wenn auch nicht unbedingt einer einzigen Biocoenose), und auch ökologische und klimatische Aufschlüsse über den Standort der Harzlieferanten. (Dies ist z. B. mit den im Libanesischen Bernstein erhaltenen Diptera-Chironomidae-Podonominae (Larven sind kaltstenotherme Fließwasserbewohner) bzw. mit wärmeliebenden Gruppen wie Termiten möglich.)

III. Untersuchungsmethoden

Bei der vergleichenden Bearbeitung rezenter Insekten hat sich eine Präparationsmethodik bewährt, bei welcher alle morphologischen Merkmale in einer Standardlage zu exaktem Formvergleich dargestellt und gemessen werden (Schlee 1966, 1968).

Dieses Ziel wird hier auch bei den Bernsteinfossilien angestrebt. Da das Objekt nicht zerlegt eingebettet werden kann, wird die Normallage durch die Wahl der Schliffebene erzeugt. Um ein mehrfaches enges Heranschleifen an das Fossil sowie das Entfernen von Sichtbehinderungen trotz der extremen Sprödigkeit des Libanesischen Bernsteins zu ermöglichen, ist ein erheblicher präparativer Aufwand erforderlich. Es ist jedoch auf diese Weise die Gewähr gegeben, daß das Fossil in allen erhaltenen morphologischen Feinheiten aller Körperpartien beobachtet und vergleichbar dargestellt werden kann, und dies ist Voraussetzung einerseits für die eindeutige taxonomische Kennzeichnung und andererseits für die Lösung der im Abschnitt B II angeführten allgemeinen Fragestellungen.

a. Präparation und Beobachtung

Insgesamt verläuft die Untersuchung über folgende Stufen (Begründungen bei Schlee & Dietrich 1970):

1. Bernsteinstück, in Benzylbenzoat liegend, unter dem Präpariermikroskop (20- bis 40-fach) allseitig nach Inklusen absuchen.

2. Das Stück zerkleinern und in entsprechender Weise alle Bruchstücke durchsuchen; dies so lange fortsetzen, bis jeder Punkt im Bernstein beobachtet werden kann.

3. Sind Einschlüsse gefunden, das betreffende Bernsteinstück mit saugfähigem Papier abtrocknen und folgendermaßen in Gießharz einbetten (z. B. „Voss unges. Polyestergießharz Typ GTS"):

4. In eine aus „Hostaphanfolie" gefaltete Form (ca. 1,5 cm Kantenlänge) Gießharz einfüllen und Härter in angegebenem Mischungsverhältnis zusammengeben (Gießharzmenge auswiegen und Tropfengewicht des Härters ermitteln!); sorgfältig vermischen.

5. Bernsteinstück in die für die weitere Bearbeitung günstigste Stellung bringen; nach der Verfestigung einen Tag aushärten lassen.

6. Hostaphanfolienform entfernen. Sind mehrere Einschlüsse in dem Bernsteinstück enthalten, und mehr als 3 mm voneinander entfernt, so kann der Gießharzblock mit einer Laubsäge mit feinstem Sägeblatt zwischen den Fossilien durchgesägt werden.

7. Sägefläche mit feinstem Schleifpapier (naß) glätten. Benzylbenzoat im Bereich des Fossils auf alle Seiten des Blocks auftropfen und durch Beobachtung im Präpariermikroskop entscheiden, welche Ebene zuerst geschliffen werden soll.

8. Erste Ebene, z. B. zum Entfernen einer dunklen Schicht oder einer Schlierenzone, schleifen: naß auf feinstem Schleifpapier, dieses immer wieder naß säubern und die Lage der Schliffebene häufig unter dem Präpariermikroskop kontrollieren (Benzylbenzoat auftropfen!).

9. Nach Abschluß der ersten Schleifarbeit — sofern diese dem Entfernen sichtstörender Elemente diente — neu in Gießharz einbetten (Nr. 4, 5).

10. Nächste Ebene schleifen (s. Nr. 8), sei es, um weiter freie Sicht zu schaffen oder um in einer zu einer Körperseite parallelen Ebene näher an das Tier heranzukommen Häufige Kontrollen unter dem Präpariermikroskop sind notwendig, um die Ebene genau parallel zu erzeugen und das Abschleifen von Extremitäten zu verhindern (insbesondere sind abgespreizte hyaline Flügel gefährdet). So nah wie möglich an das Objekt heranschleifen (0,03 mm oder sogar 0,01 mm sind bei angemessener Sorgfalt möglich). (Oberfläche mit Wasser oder Benzylbenzoat benetzt halten — sonst Trockenrisse.)

11. Dann die Gegenseite des Blocks parallel zur eben erzeugten Schliffebene anschleifen, damit der Block so gestellt werden kann, daß das Fossil genau horizontal unter dem Mikroskop zu liegen kommt. (Steht der Block schräg, oder liegt die Ebene schräg zum Objekt, so können keine starken Mikroskopvergrößerungen eingesetzt werden.)

12. Benzylbenzoat auf die untere und die obere Fläche aufbringen, den Block auf einen Objektträger stellen und die Gegenseite mit einem Deckglas belegen.

13. Im Mikroskop (100- bis 900-fach) und Präpariermikroskop (räumliches Sehen bis 100-fach) mit starkem Durchlicht und Auflicht beobachten und zeichnen.

14. Block mit saugfähigem Papier abtrocknen und neu einbetten (s. Nr. 4, 5).

15. Nächste Ebene schleifen, für Mikroskopbeobachtung herrichten und untersuchen (Nr. 8, 11—13).

16. So oft neu einbetten und schleifen, bis alle möglichen Ebenen beobachtet sind.

17. Neu einbetten und nochmals nahe an drei der geschliffenen Ebenen heranschleifen, aber eine dünne Gießharzschicht als Umhüllung belassen (gegen Austrocknung und Beschädigung). Eine Ecke des Gießharzblocks mit Spiralbohrer (1 mm) durchbohren.

18. Einen Objektträger mit beschrifteten Etiketten versehen und zwischen diese ein Stück Klebefolie (Tesafilm) so aufbringen, daß die klebende Oberfläche frei bleibt. Den Gießharzblock an einer Schnur befestigen, deren Ende mit unter ein Etikett geklebt wird. So bleibt der fossilhaltige Block lose beweglich; man kann ihn, auf der Klebefolie haftend, in drei verschiedenen Ebenen beobachten.

Da mit der Aufbewahrung der fossilführenden Bernsteinstücke in „Gießharz" noch keine langjährigen Erfahrungen vorliegen, während die Einbettung in Caedax oder Kanadabalsam sich als jahrzehntelanger Schutz gegen Austrocknung der Bernsteinstücke (Rissebildung) erwiesen hat, lassen sich die Vorteile beider Methoden am besten mit folgenden Ergänzungen zu den obigen Arbeitsrichtlinien (Punkte 2/3, 8/9, 13/14, 15/16, 16/17) kombinieren:

Angeschliffene Bernsteinflächen werden (nach Abtrocknen des Benzylbenzoats) mit einer hauchdünnen (aber geschlossenen) Schicht Caedax überzogen, die auch auf einen

Teil der Gießharzfläche übergehen kann; die Caedaxschicht wird durch einige Tage Aufbewahren im Thermostat (ca. 30—40 ° C) angetrocknet und erst dann erneut in Gießharz eingebettet.

(Hinweise: Zu dicke Caedaxschicht kann beim Wiederanschleifen zu Verschmutzungen führen (Reinigen mit Xylol) und mangelhaften Halt des Bernsteinstücks in der Gießharzumhüllung bewirken. — Alkohollösliche Einbettungsmittel wie Euparal dürfen nicht verwendet werden, da der darin enthaltene absolute Alkohol zu Trockenrissen führen kann. — Die Erwärmung im Thermostat muß sehr langsam vorgenommen werden, da der Bernstein sonst zerspringt.)

b. Ermittlung von Meßwerten

Alle Strukturen, die in „Planlage" — d. h. in der zur Beobachtungsrichtung senkrechten Ebene — liegen, lassen sich unverzerrt darstellen und ausmessen. Da dies eine wesentliche Voraussetzung für exakte Vergleiche bildet, wird für die Herstellung solcher sinnvoll gelegter Schliffebenen große Sorgfalt aufgewendet.

Es ist aber nicht ohne Zerstörung des Fossils möglich, alle Beinglieder in Planlage zu beobachten, und daher müssen sie in ihrer beim Einbetten ins Harz fixierten Stellung abgebildet werden. Bei der Bestimmung der Beingliedlängen ist aber diese unterschiedliche Schräglage zu berücksichtigen. Über die Lagerichtung gibt ein Vergleich der Lateral- und Ventralabbildung desselben Tieres Aufschluß. In Abb. 15, 16 ist erkennbar, daß z. B. die Tarsenglieder des rechten Hinterbeins (markiert mit III) praktisch horizontal und parallel zur Körperlängsachse liegen, so daß sie sowohl in Lateral- wie in Ventralansicht recht genau ausgemessen werden können. Anders liegen die Verhältnisse z. B. bei der Tibia des rechten Vorderbeins (markiert mit I): Die größte meßbare Länge (Abb. 15, I bzw. Abb. 16, I, I') scheint 250 μ zu sein (die kleinste ergibt 185 μ); die wirkliche Länge der ti_I (ca. 310 μ) läßt sich auf folgende Weise errechnen:

$$ti_I = \sqrt{(K1)^2 + (K2)^2}$$

Hierbei ist ti_I die wahre Länge der ti_I (als Hypothenuse eines rechtwinkligen Dreiecks); K1 bildet die eine Kathete (ermittelt als „Höhe" der Tibia in Seitenansicht — siehe Abb. 15, K1); K2 ist die andere Kathete und ist identisch mit der scheinbaren Länge der ti_I in Ventralansicht (siehe Abb. 16, K2).

Die Formel gilt, weil die Ebenen der Ventral- und Lateralsicht senkrecht zueinander stehen. Im gegebenen Beispiel ergibt sich die wahre Länge der ti_I aus

$$ti_I = \sqrt{247^2 + 185^2} = \sqrt{95\,234} \approx 309 \ (\mu)$$

Trotz dieser Bemühungen bleibt die Längenermittlung in diesen Fällen ungenauer als bei Planlagemessungen, sie werden daher als Zirka-Werte auf 5 bzw. 10 gerundet angegeben.

C Vergleichende Beschreibung von *Heidea cretacica* (♂) n. g. n. sp. und *Bernaea neocomica* (♀) n. g. n. sp., zweier Aleyrodina aus dem Libanesischen Unterkreidebernstein

I. Vorbemerkungen

Benennung: Ich widme diese bedeutsamen, markant von allen bisher bekannten rezenten und fossilen Aleyrodina abweichenden neuen Gattungen meiner

Frau Heide-Berna, ohne deren von Idealismus getragene vielfältige Mitarbeit für unsere Abteilung weder das Gros der Einschlüsse des Libanesischen Bernsteins (einschließlich dieser Aleyrodina) gefunden wäre noch die an rezenten Hemiptera durchgeführten und für die Deutung der Fossilien wichtigen Untersuchungen schon hätten abgeschlossen werden können.

Dokumentation: Es wurde davon abgesehen, nur „auffallende" Strukturen oder nur „diagnostische" Merkmale ausführlich zu behandeln; vielmehr wurde angestrebt, alle (äußeren) morphologischen Merkmale — womöglich — bis zur Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops (1/5 μ) zu berücksichtigen, und die Strukturen in einer vergleichbaren „Normallage" darzustellen. Das ergibt zwar einen recht umfangreichen dokumentarischen Teil der Arbeit, erlaubt aber einen genauen Vergleich aller Einzelheiten mit später auftauchenden Exemplaren und damit die Entscheidung über Artidentität, über Zusammengehörigkeit von ♂ und ♀ usw., und ermöglicht auch die Identifizierung unvollständig erhaltener späterer Exemplare. Als großer Vorteil einer reichhaltigen Dokumentation ist auch zu werten, daß möglichst viele Merkmale, die erst bei späteren Untersuchungen als taxonomisch oder phylogenetisch bedeutsam erkannt werden, bei den beschriebenen Fossilien berücksichtigt werden können, ohne den Typus erneut untersuchen zu müssen. Auf diese Weise werden Gefahren vermieden, die mit jeder nahen mechanischen Bearbeitung von Bernsteinfossilien verbunden sind. Außerdem könnte es sein, daß bei einer späteren (Wieder-)Untersuchung manche Feinheiten nicht mehr so gut erkennbar sind, da in dem spröden Libanonbernstein schon unmittelbar nach dem Anschleifen und während der Beobachtung ohne ersichtlichen Grund und trotz mehrfacher Wärmeschutzfilter mikroskopisch feine Risse im Inneren auftreten, die durch ihre Brechung sichtstörend wirken.

Herkunft: Die im folgenden beschriebenen mesozoischen Aleyrodina, ein Männchen (*Heidea*) und ein Weibchen (*Bernaea*)[3]) stammen aus ein und demselben Fundpunkt der Lagerstätte Grès de base IV bei Jezzine, Südlibanon[4]). Die Fossilien wurden von H.-B. SCHLEE in meinen von der Deutschen Forschungsgemeinschaft 1968 ermöglichten Bernsteinaufsammlungen entdeckt. Das Weibchen war zusammen mit einer Diptere (Psychodidae; HENNIG, in Vorbereitung) in demselben Bernsteinstück von 1,5 × 1,5 × 0,3 cm eingeschlossen. Die beiden Tiere befanden sich in 6 mm Abstand voneinander in der einheitlichen schichtenlosen (aber schlierenreichen) Harzzone zwischen zwei 1,5 cm entfernten Verwitterungskrusten.

Verbleib: Die beiden Holotypen (Gießharzpräparate) befinden sich im Staatl. Museum für Naturkunde Stuttgart (Abteilung für Stammesgeschichtliche Forschung).

Begründung neuer Gattungen: In den Kapiteln E I und G II wird gezeigt, daß die beiden Kreide-Aleyrodina nicht zu den *Aleyrodina (d. h. den durch ein Merkmalssyndrom von Synapomorphien gekennzeichneten „Aleyrodina im engeren Sinne") gehören, so daß diese Fossilien bestehenden Gattungen nicht zugeordnet werden dürfen. Die Differentialdiagnose zwischen *Heidea* und *Bernaea* (Kapitel C IV) weist die Berechtigung zweier getrennter Gattungen nach.

[3]) Art- und Gattungsidentität ist ausgeschlossen. Siehe S. 30.

[4]) Definition der Lagerstättenzonierung s. SCHLEE & DIETRICH 1970.

II. *Heidea cretacica*, **n. g., n. sp.**

Größen

Körperlänge 1,02 mm (Stirnvorderrand bis Abdomenende ohne die nach dorsal stehenden Parameren). Maximale Breite des Kopfes 0,38 mm, des Thorax 0,40 mm, des Abdomens ca. 0,33 mm.

Flügellänge: Vorderflügel 0,83 mm, Hinterflügel 0,75 mm.

Maximale Flügelbreite: Vorderflügel 0,50 mm, Hinterflügel 0,49 mm.

Morphologie

KOPF (Abb. 2, 3, 4, 5, 11, 18)

Form: Umriß, von dorsal, ventral und von lateral gesehen, gerundet (ohne die bei manchen rezenten Formen vorhandenen spitz dreieckigen Verlängerungen des Vertex, cf. Quaintance & Baker 1915, fig. 5, Pesson 1951 in Grassé fig. 1384, Enderlein 1910: 231). In Lateralansicht erscheint die vertikale Achse des Kopfes nach hinten unten geneigt. Besonders in Ventralansicht fällt auf, daß der augentragende Bereich sehr groß ist und dem Kopf eine ebensogroße Maximalbreite wie die des Thorax bzw. Abdomen verleiht (während bei den rezenten Aleyrodina der Kopf nur $^1/_2$—$^3/_4$ der Thoraxbreite aufweist). Die Kopfform wird durch die Form der Komplexaugen bestimmt.

Komplexaugen: Sehr zahlreiche (größenordnungsmäßig 200) Ommatidien schließen sich jederseits zu einem — von lateral betrachtet — nahezu kreisförmig elliptischen Komplexauge von ca. 95×130 μ Durchmesser zusammen. (In Abweichung von den rezenten Aleyrodina ist das Komplexauge von *Heidea* und von *Bernaea* nicht nierenförmig und erst recht nicht zweiteilig.) In Lateralsicht zeigt die Längsachse des Komplexauges von „oral-dorsal“ nach „caudal-ventral“.

Von ventral betrachtet nimmt jedes Komplexauge die Fläche eines Viertelkreissektors ein. Die caudallaterale Augenzone bildet eine scharf rechtwinklige Ecke. Die medianen Augengrenzen konvergieren ventral (Abb. 5) bzw. divergieren dorsal (Abb. 3) nach caudal zu.

Alle Ommatidien haben gleichen Durchmesser von ca. 10 μ. Sie schließen lückenlos aneinander und weisen daher gerundet sechseckigen Umriß auf. Diese Umrißform ist jeweils nur bei denjenigen Ommatidien erkennbar, auf die man direkt senkrecht blickt; nur bei diesen kann man den Umriß des „Sockels“ scharf einstellen. Von den Ommatidien, die auf der gekrümmten Fläche stehen, und somit schräg beobachtet werden, erhält man nur ein durch die gekrümmte Oberfläche des Ommatidiums verzerrtes Bild des Sockels bzw. ein scharfes Bild der gekrümmten Oberfläche. Im Bereich des medianen Augenrandes sind die Ommatidien unregelmäßig geformt (s. Abb. 5). Verschiedenheiten in der Ommatidiengröße des dorsalen bzw. ventralen Augenbereiches (cf. Weber 1935, Tafelfig. 31) treten nicht auf.

Ocellen: Am dorsomedianen Komplexaugenrand findet sich jederseits eine Ocelle von ca. 15 μ Durchmesser. Die lateralen Ocellen grenzen bei *Heidea cretacica* unmittelbar an die Ommatidien des Komplexauges an (Dorsalansicht, Abb. 3).

Im Gegensatz zu den rezenten Aleyrodina weisen *Heidea* und *Bernaea* aber noch eine dritte Ocelle auf: sie liegt weiter ventral in der Medianebene nahe der Antenneninsertion. Abgesehen von der Lichtbrechung ist diese genau in der medianen

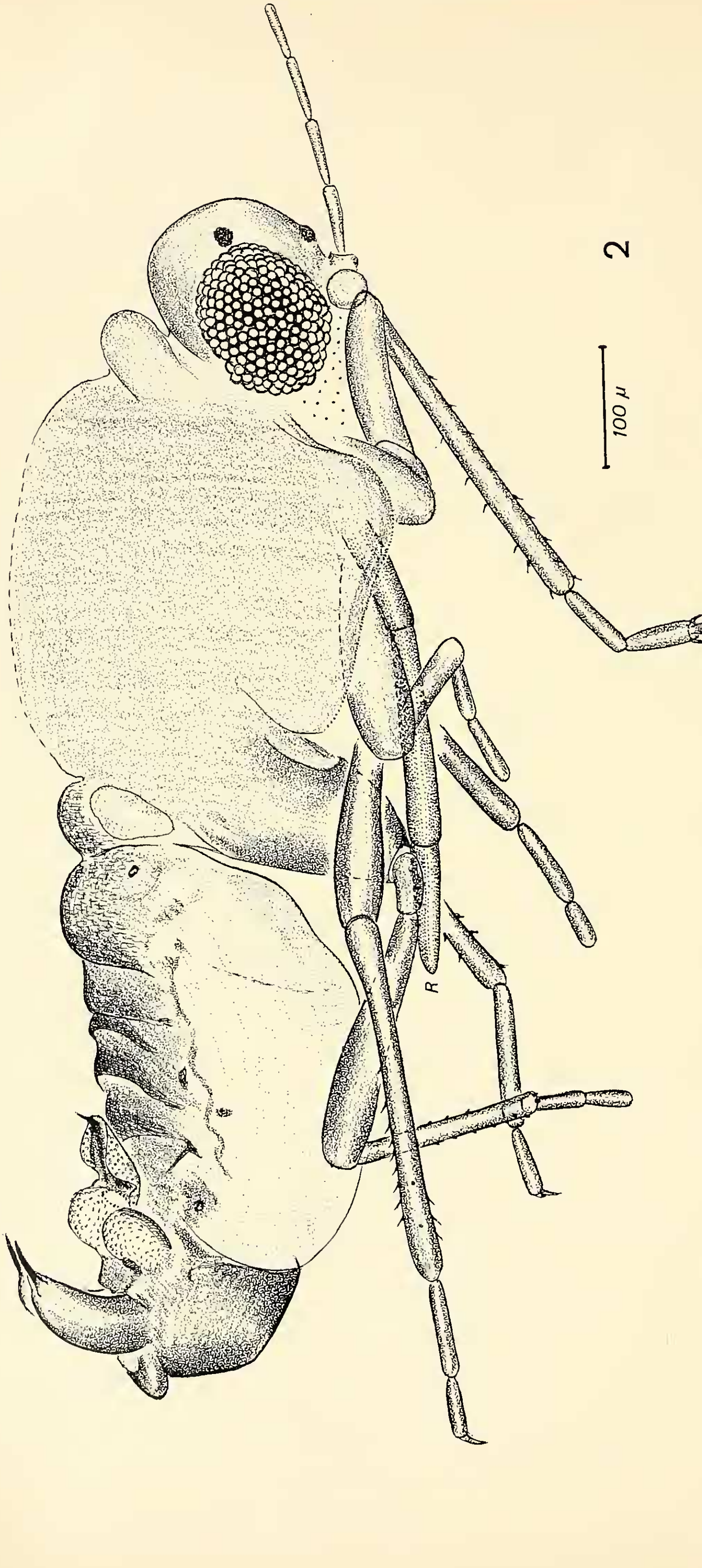


Abb. 2. *Heidea cretacica* ♀ lateral. — Kopf mit Lateral- und Medianocelle. R = Rüssel. Ommatidienumriß schematisiert, wirkliche Form s. Abb. 5. — Gesamtkörperlänge 1,0 mm.

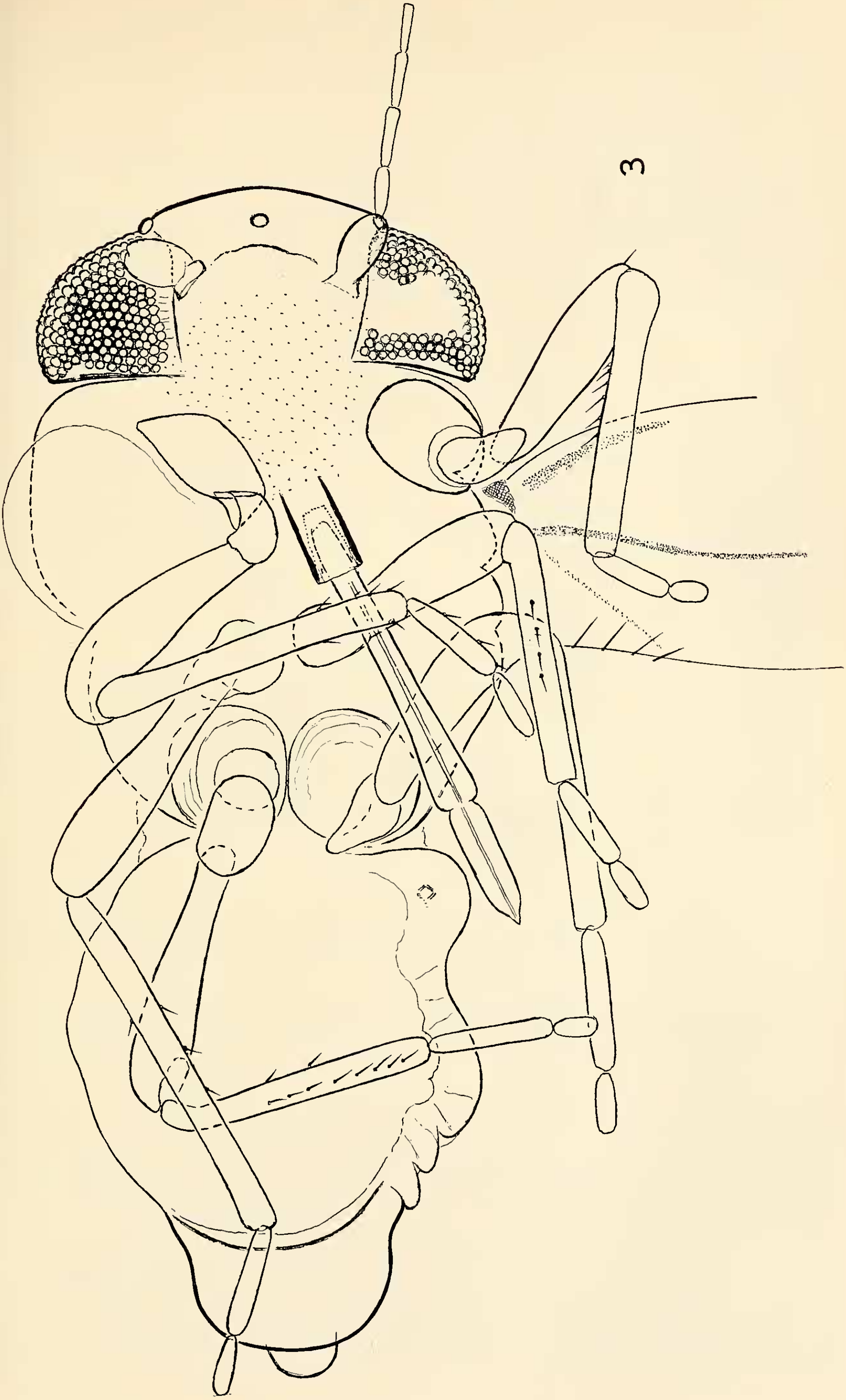
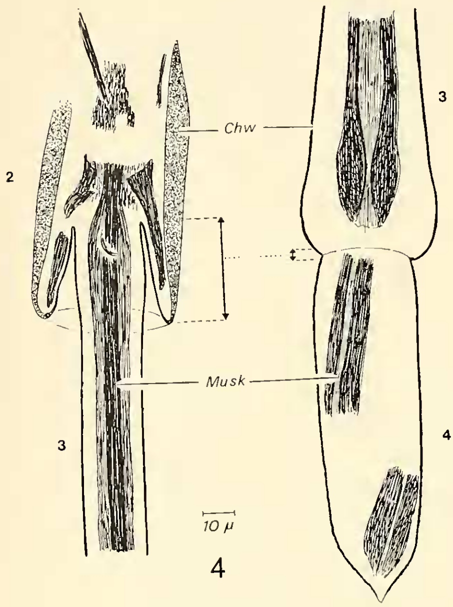


Abb. 3. *Heidea cretacica* ventral. — Kopf mit Lateral- und Medianocelle. Lockere Punktierung an den Stellen der weißen Trübung.

Längsachse liegende Ocelle in Seitenansicht als regelmäßige Vorwölbung der Kopfkontur eindeutig erkennbar (Abb. 2). Ihre Lage gibt einen Hinweis auf die Ausdehnung der Stirnregion (siehe unten).

A n t e n n e n : Der Bau der Antennen ist an dem Exemplar nur teilweise erkennbar: von der einen Antenne ist nur das schmal ringförmige 1. Glied und das ellipsoid-kugelige zweite erhalten; die andere Antenne zeigt basal das stark verdickte ellipsoide Glied 2 (das 1. Segment ist offenbar durch die weißliche Trübung des ventralen Kopfbereiches verdeckt) und distal davon vier schmal zylindrische Glieder. Die Form des Distalendes des letzten Segments läßt den Schluß zu, daß dort weitere Antennenglieder abgebrochen sind, daß der Antenne also mehr als 6 Glieder



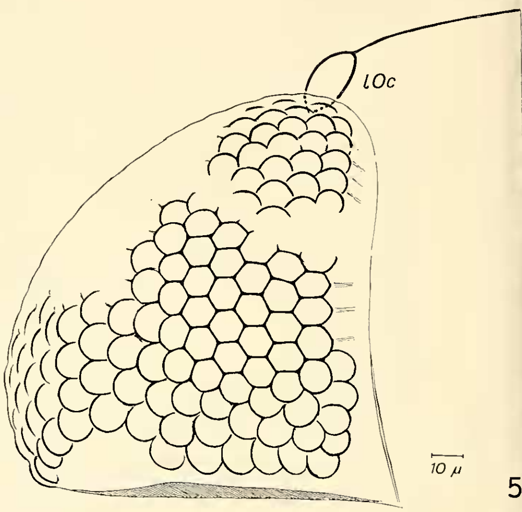


Abb. 4. *Heidea cretacica.* Rüsselsegmente 2 und 4 sowie Anfangs- und Endteil des Segment 3. Musk = Muskulatur, Chw = Chitinwand unterschiedlicher Dicke. Pfeile weisen auf die unterschiedliche Verankerung hin.

Abb. 5. *Heidea cretacica.* Komplexauge von ventral. Grundriß der Ommatidienbasis (nur in direkter Aufsicht erkennbar) gerundet sechseckig; Ommatidienoberfläche (unter schrägem Blickwinkel ausschließlich formbestimmend) kuppelförmig. lOc = Lateralocelle, an das Komplexauge angrenzend.

(rezent: allgemein 7 Glieder) angehören. Die Segmente 3—6 sind etwa gleich lang. Eine „Ringelung" ist auf der gesamten Segmentoberfläche der Glieder 3—6 sichtbar. Auch kleine kreisrunde Strukturen sind erkennbar, welche eventuell als Sinnesorgane gedeutet werden können. (Ringelung und Sinnesorgane sind bei den rezenten Aleyrodina ebenfalls vorhanden, cf. z. B. PESSON 1951 in GRASSÉ fig. 1385).

E p i c r a n i u m u n d V o r d e r k o p f : Ventralcaudal der Medianocelle wird der Kopf von einer weißen Trübung teilweise verdeckt. Die Abgrenzung des Clypeus und der Laminae ist daher nicht mit völliger Sicherheit feststellbar. Es kann aber ausgeschlossen werden, daß die Region des Clypeolabrum so stark vorragt wie bei *Bernaea neocomica* (Abb. 15).

Mundwerkzeuge: Wie bei den rezenten Aleyrodina und Hemiptera überhaupt sind die Mundwerkzeuge in die „Stechborstenscheide", das Labium, eingeschlossen, so daß in natürlichem Zustand nur das Labium sichtbar ist. Rezent besteht es aus einem membranösen basalen (Segment 1) und (immer?) 3 sklerotisierten (Segm. 2—4) gelenkig verbundenen distalen Segmenten.

Bei *Heidea cretacica* ist das hyaline basale Glied 1 nicht mit Sicherheit erkennbar (Zone der undurchsichtigen milchigen Trübung), doch läßt der große Abstand des proximalen sklerotisierten Rüsselteils (Segm. 2) vom Kopf (Augenhinterrandsbereich) auf die Existenz eines zusätzlichen Glieds schließen. Das folgende Glied (Segment 3) ist tief in das Segm. 2 eingeschoben. Segm. 2 ist durch eine dicke Wand aus weichem Chitin ausgezeichnet. Das dritte Segment ist auffällig lang (bei rezenten ist es — allgemein? — kürzer als Segm. 2). Das Endsegment 4 ist deutlich von Segm. 3 abgesetzt (jedoch nicht ineinandergesteckt); das Rüsselende ist kurz zugespitzt. In der ventralen Längsachse (topographisch ventral) der beiden distalen Glieder ist — als Doppellinie — die charakteristische Rinnenbildung des Labiums erkennbar. Der Rüssel ist ungewöhnlich lang: Während er bei den rezenten im Bereich der Mesothoraxmitte endet, erreicht er bei *Heidea* (und *Bernaea*, s. u.) das Abdomen: die Rüsselspitze endet zu Beginn des mittleren Abdomendrittels. Auf dem Labium sind keine Borsten oder Sensillen erkennbar. Im Inneren des Labiums sind Muskelzüge erhalten (Abb. 4).

THORAX (Abb. 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11)

Pronotum: Es ist als schmaler Kragen ausgebildet. Seine dorsal nach vorn gekippte Lage, die WEBER (1935: 15) als charakteristisch für Aleyrodina angibt und auf ontogenetische Vorgänge auf dem letzten Larvenstadium zurückführt (WEBER 1931, 1934), ist auch bei den Fossilien deutlich erkennbar. Diese Prothoraxkippung bedingt die „hypognathe" Stellung des Kopfes.

Die Vorderkante des Pronotum ist praktisch glatt, ohne Stufen, median bildet ein kleiner stumpfer Höcker die „Spitze" des Pronotum. (Auch durch Kippung, d. h. mehr frontalen oder mehr caudalen Betrachtungswinkel tritt nie die bei *Bernaea neocomica* vorliegende Pronotumform (Abb. 13) in Erscheinung.) Das Pronotum ist geringfügig schmäler als der Kopf. Börstchen auf dem Lateralteil des Pronotum konnten nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

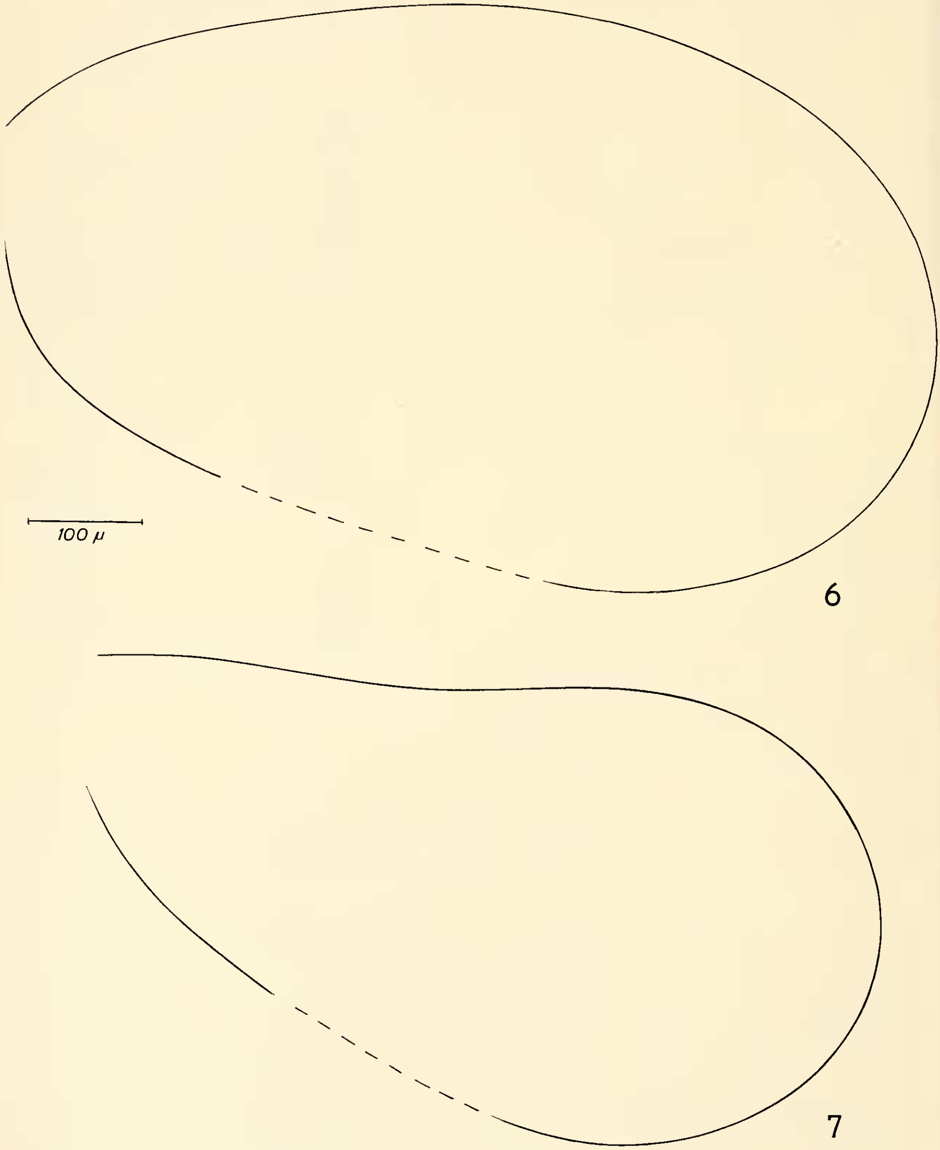
Meso- und Metathorax: In Dorsalansicht (Abb. 11) sind Praescutum, Scutum, Scutellum, Postnotum und „Polster" deutlich erkennbar. Formunterschiede zu *Bernaea neocomica* liegen vor allem im Prae- und Postscutum des Mesothorax.

Die Seitenansicht hätte nur nach Abschleifen sämtlicher Flügel beobachtet werden können; dies wurde unterlassen, da höchstens einige taxonomisch verwertbare Unterschiede, aber keine weiteren Aufschlüsse vom lateralen Thoraxbereich zu erwarten sind — und auch dies nur unter der Voraussetzung, daß nicht auch hier weiße Trübung die Sicht stört. An der rechten Körperseite konnten wegen Trübung und Aufblähung keine Sklerite abgegrenzt werden.

Vorderflügel: Sein Umriß ist, wie bei Aleyrodina üblich, weich gerundet. Die Flügelform ist ziemlich plump (Längen-/Breiten-Verhältnis 1,7 : 1). Seine Vorderkante weist keine borstentragenden Höckerchen auf. Borsten auf dem Vorderflügel-Vorderrand fehlen. Die Adern sind unscheinbar, d. h. unpigmentiert und unsklerotisiert. Bei diesem Exemplar ist die Flügeladerung nur im basalen Teil des Vorder-

flügels erkennbar: die Basis der Stammader mit einer undeutlich abgehenden Ader. Eine Lamelle (s. S. 25) fehlt.

Die Membran des Vorderflügels trägt eine feine Punktstruktur, die bei ca. 500-facher Vergrößerung erkennbar ist; ein 10 μ breiter Streifen des Flügelvorderrandes ist ein wenig dicker punktiert (s. Abb. 8). Am Vorderflügel fehlen Borsten (im Gegensatz zu den rezenten Aleyrodina, welche einige Borsten am proximalen Teil des Flügelvorderrandes aufweisen).

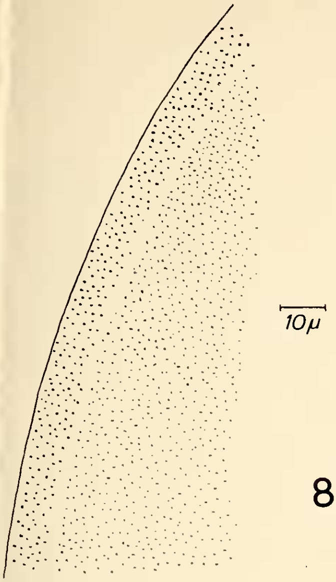


6

7

Abb. 6. *Heidea cretacica.* Vorderflügel in Planlage.

Abb. 7. *Heidea cretacica.* Hinterflügel in Planlage.



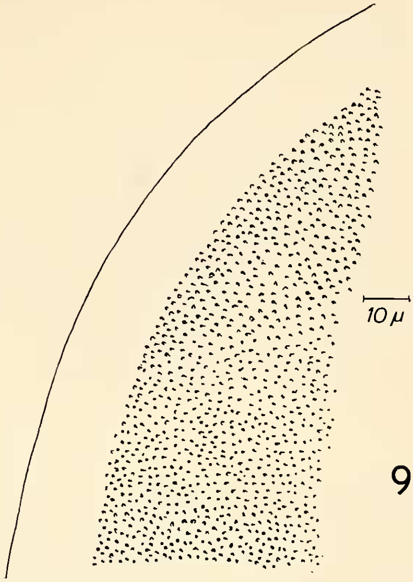


Abb. 8. *Heidea cretacica.* Oberflächenskulptur im Bereich der Vorderkante der Vorderflügeldistalhälfte.

Abb. 9. *Heidea cretacica.* Oberflächenskulptur im Bereich der Vorderkante der Hinterflügeldistalhälfte.

Hinterflügel: Dieser unterscheidet sich in Form (Abb. 7), Länge und Breite vom Vorderflügel, vor allem aber durch den Besitz einiger Borsten am Flügelvorderrand und abweichende Membranskulptur. Im basalen Flügeldrittel inserieren 4 + 2 Borsten von 25 bzw. 10 μ Länge knapp hinter der Flügelvorderkante. Dies entspricht dem Befund an rezenten Aleyrodina und wird als (sensorische oder auch mechanische) Flügelkopplungseinrichtung angesprochen (cf. Schlee 1969a: 127). Im Gegensatz zum Vorderflügel ist ein ca. 15 μ breiter Streifen des Flügelrandes frei von Punktierung, während der übrige Flügelbereich eine vergleichsweise grobe, höckerartige Skulptur aufweist (Abb. 9). Flügeladern sind nicht erkennbar.

Der Flügelvorderrand weist keine Höckerchen auf. Die Kontur des Hinterflügel-Vorderrands biegt in seiner Distalhälfte stark nach vorn aus.

Beine: Die mäßig großen Vordercoxen stehen weit voneinander entfernt — zwischen sich den Rüsselansatz — während die kleinen Mittelcoxen fast aneinandergrenzend inserieren. Die Coxen des Hinterbeins sind, was besonders in Seitenansicht deutlich ist (Abb. 2), ganz erheblich größer als die anderen. Dies ist auch bei den rezenten Aleyrodina der Fall. Nach den Untersuchungen Weber's ist geklärt, daß sich in dieser Riesenmetacoxa die Sprungmuskulatur befindet, und somit läßt sich schließen, daß dieses mesozoische Fossil ein Sprungvermögen nach demselben Prinzip wie die rezenten Aleyrodina besaß.

Die übrigen Beinsegmente, der kurze, gekrümmte Trochanter, die dorsal etwas gekrümmten (erweiterten) keulenförmigen Femora, die stabförmigen Tibien und die beiden langgestreckten Tarsenglieder, sind an allen Beinen etwa gleichartig aus-

gebildet. Ihre Länge kann aus den Abb. 2 + 3, unter Berücksichtigung der Schräglage der Beinglieder ungefähr erschlossen werden: Femora ca. 0,19—0,22 mm, Tibien ca. 0,28—0,31 mm, 1. Tarsenglieder ca. 0,09—0,11 mm, 2. Tarsenglieder ca. 0,05 mm. Die beiden Tarsenglieder weisen somit die bei Aleyrodina und Psyllina übliche Ausbildung auf (im Gegensatz zu Aphidina, Coccina und Auchenorrhyncha).

Die Beborstung der Beine kann wegen der Schräglage und dem damit verbundenen großen Beobachtungsabstand nur unvollständig erkannt werden, da die Borsten ganz farblos sind und starke Objektive nicht eingesetzt werden können. Die in Abb. 2 + 3 eingetragene Beborstung ist infolge dieser Beobachtungsschwierigkeit sicher unvollständig. Längsreihen von Borsten sind an ti_{I-III} vorhanden.

Die letzten Tarsenglieder tragen zwei Krallen. Zwischen diesen befindet sich (wie an einem Bein deutlich erkennbar ist) ein etwa trapezförmiges Empodium (Abb. 2, I).

ABDOMEN (Abb. 2, 3, 10, 12)

1. Segment: Wie bei den rezenten Aleyrodina ist das 1. Segment als „Abdomen-Stiel" ausgebildet.

Dieser Abdomenstiel erhöht die Beweglichkeit des Abdomens enorm; nach der Muskulatur (Weber 1935) ist zu schließen, daß die hauptsächliche Bewegungsrichtung dorsoventral erfolgt. An *Aleyrodes fragariae* konnte ich beobachten, daß die Tiere während des Sitzens ihr Abdomen in rasend schnelle Dorsoventralschwingungen brachten, deren Bewegungsablauf mit dem Auge nicht mehr in Einzelheiten erfaßt werden kann. (Es ist möglich, aber nicht erwiesen, daß diese Abdomenbewegung im Zusammenhang mit dem Absprung steht.) Es ist wahrscheinlich, daß auch diese mesozoischen Aleyrodiden dasselbe Verhalten zeigten.

Tergite und Sternite: Die Tergite sind in einem Teil ihrer Fläche stark sklerotisiert, während den Sterniten jegliche Sklerotisierung fehlt. Wahrscheinlich stimmt auch die Reduktion der Stigmenzahl auf 2 und deren Lage im Anfangs- bzw. Endabschnitt des Abdomens mit rezenten überein.

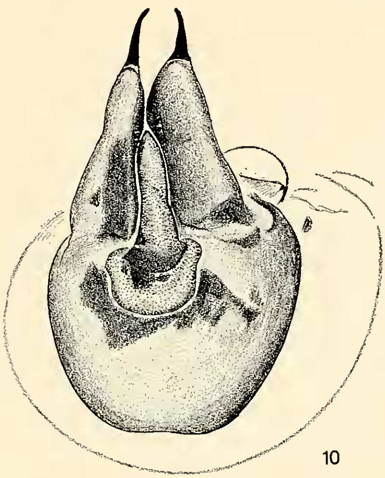
Wachsplatten: Obwohl bei *Heidea* mit 500-facher Vergrößerung bei einer Bernsteindicke von nur 0,015 mm beobachtet wurde, ließen sich keine Anzeichen von Wachsplatten feststellen: Die vier mittleren Sternite sind gleichmäßig und geringfügig sklerotisiert und nicht von einem dicken Chitinrand (cf. Weber 1935, Tafelfig. 24 R) umgrenzt, der bei rezenten schon bei 100-facher Vergrößerung als scharfe Linie erkennbar ist, ebenso bei tertiären (s. S. 36), selbst bei beträchtlicher Bernsteindicke. Die Oberfläche der Segmente ist von einem Microtrichienbesatz überzogen und weist kein Perforationsmuster (Ausmündungen der Wachszellen) auf. (Bei rezenten, unmazerierten Aleyrodina ist bei 400-facher Vergrößerung ohne weiteres ein markanter Unterschied zwischen dem gleichmäßigen, grobpunktigen Wachsplattenraster und dem mehr ungleichmäßigen Muster aus kleineren Punkten und daraufsitzenden Microbörstchen zu erkennen.) Es muß hieraus geschlossen werden, daß *Heidea* keine Wachsplatten, sondern undifferenzierte, membranöse Sternite besitzt.

Endsegmente: Die letzten Abdominalsegmente (nach Weber 1935: T_{VIII-X}) sind bei *Heidea* wie bei den rezenten Aleyrodina zu einem einheitlichen, schalenförmigen, stark sklerotisierten Gebilde verschmolzen, welches scharf von den vorhergehenden Segmenten abgesetzt ist.

Abweichend von diesen weist *Heidea cretacica* zusätzlich zwei große, nach dorsal gerichtete Höcker auf (Abb. 2, 12); es ist nicht wahrscheinlich, daß es sich hierbei um

sekundäre, durch Aufblähung entstandene Auswölbungen handelt, da im ganzen Umkreis keine Trübung vorhanden ist, und weil die Elastizität der Chitinwand kaum so groß sein kann, daß derartige Ausbuchtungen möglich sind. — Die Basis des Aedeagus umschließt ein hufeisenförmiger Wulst (Abb. 10, 12).

Analapparat: Dieser besteht bei den rezenten aus zwei unpaaren, in der medianen Längsachse des Abdomens hintereinanderliegenden Gebilden: dem wulstförmigen Operculum und der zungenförmigen Lingula (zwischen beiden mündet der Enddarm). Die Ausbildung dieser beiden Elemente ist offenbar bei den Imagines der verschiedenartigsten rezenten Aleyrodina im Prinzip identisch (Bemis 1904: 477—478, Dumbleton 1956, Quaintance & Baker 1915, Weber 1935; von *Udamoselis* sind keine Einzelheiten bekannt); beide weisen nach dorsocaudal.



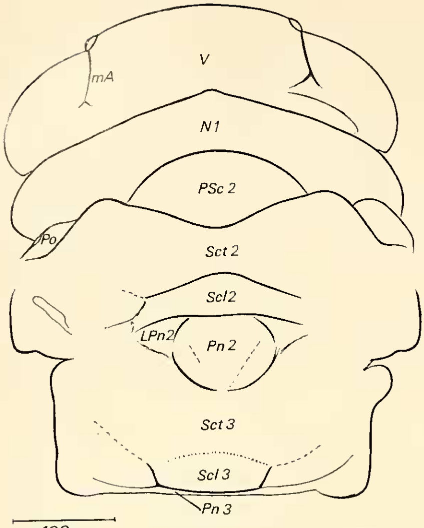
10

Abb. 10. *Heidea cretacica.* Kopulationsapparat mit Parameren und Aedeagus von caudal.

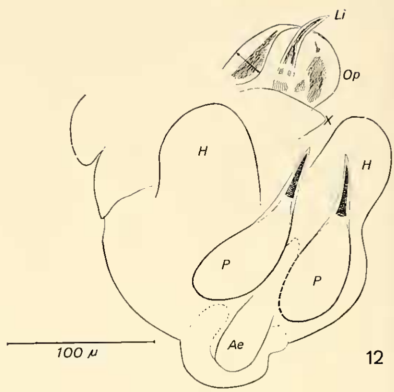
Heidea cretacica zeigt einige ungewöhnliche Feinheiten: Das Operculum ist nicht einfach scheibenförmig, sondern seine Seitenränder sind (ohne scharfe Knickkante) etwa senkrecht aufgebogen; ihre Kontur in Seitenansicht ist geschwungen (Abb. 2). Im Lateralbereich ist eine dunkle Masse (Muskelreste?) feststellbar. Die Lingula ist sehr schmal, spitz zulaufend und distal gekrümmt; sie liegt dem Operculum nahezu an. Ob dies und die nach oral geklappte Lage des Analapparats tatsächlich die natürliche Ruhelage ist, muß bis zum Auffinden weiterer Exemplare offen bleiben; es ist wegen einer gewissen Asymmetrie des Analbereichs denkbar, daß Operculum und Lingula sekundär umgeklappt wurden.

Parameren: Diese stehen bei *Heidea cretacica* vertikal (bei den rezenten Aleyrodina horizontal) und laufen in eine scharfe abgesetzte Spitze (Abb. 10, 12) aus. Zwischen den Parameren befindet sich der Aedeagus.

Aedeagus: Dieser ist ein allmählich sich verschmälernder Schlauch, wie man in der Ansicht von caudal (Abb. 10) sehen kann. Er entspricht der Ausbildung bei rezenten Aleyrodina und weist keines der Spezialmerkmale der Psyllina (Gelenk, differenziertes Endstück) auf.



11



12

Abb. 11. *Heidea cretacica*. Kopf und Thorax in Dorsalsicht. LPn2 = Lateropostnotum, mA = medianer Augenrand, N 1 = Pronotum, Pn 2, 3 = Postnotum des Meso- bzw. Metathorax, Po = Polster, PSc 2 = Praescutum, Scl 2, 3 = Scutellum des Meso- bzw. Metathorax, Sct 2, 3 = Scutum des Meso- bzw. Metathorax, V = Vertex.

Abb. 12. *Heidea cretacica*. Abdomenende in Dorsalsicht (leichte Schräglage), cf. Abb. 2. Ae = Aedeagus, H = paariger lateraler Höcker, Li = Lingula, Op = Operculum (mit Muskelresten?, Doppelpfeil = abgewinkeltes Seitenteil), P = Parameren mit scharf abgesetzter Spitze, X = Wulst.

III. *Bernaea neocomica* **n. g., n. sp.**

Größen

Körperlänge 1,30 mm (Stirnvorderrand bis zur Spitze des Legeapparats), ohne Legeapparat 1 mm. Maximale Breite des Kopfes 0,42 mm, des Thorax ca. 0,37 mm, des Abdomen ca. 0,35 mm.

Flügellänge: Vorderflügel 1,08 mm, Hinterflügel 0,89 mm.

Maximale Flügelbreite: Vorderflügel 0,44 mm, Hinterflügel 0,39 mm.

Morphologie

KOPF (Abb. 13, 15, 16, 17)

Form: Umriß in Dorsal-, Ventral- und Lateralansicht gerundet; Clypeus vorgewölbt, von der Frons abgesetzt (Lateralsicht); Vertex in einem dreieckigen, an das Pronotum angrenzenden Bereich eingedellt (Punktierung in Abb. 13; Abb. 17); Komplexaugen nach caudal vorspringend und so das Pronotum lateral teilweise verdeckend (Abb. 15).

Komplexaugen: Sehr zahlreiche (jederseits größenordnungsmäßig 200) gleichartige Ommatidien, jede mit sechseckiger Basis und flach gewölbter Oberfläche, schließen sich lückenlos zu einem einheitlichen Komplexauge ohne Einkerbung zusammen. Umrißform (Abb. 13, 16) rund, fast elliptisch, ohne rechtwinklige caudallaterale Ecke. In Lateralansicht (Abb. 15) erscheint das 140 × 120 μ messende Kom-

plexauge eiförmig, die Längsachse zeigt von „caudal-dorsal" nach „oral-ventral" (also anders als bei *Heidea cretacica*). Die medianen Augengrenzen der beiden Komplexaugen divergieren nach caudal zu stark (ventral, Abb. 16) oder schwach (dorsal, Abb. 13).

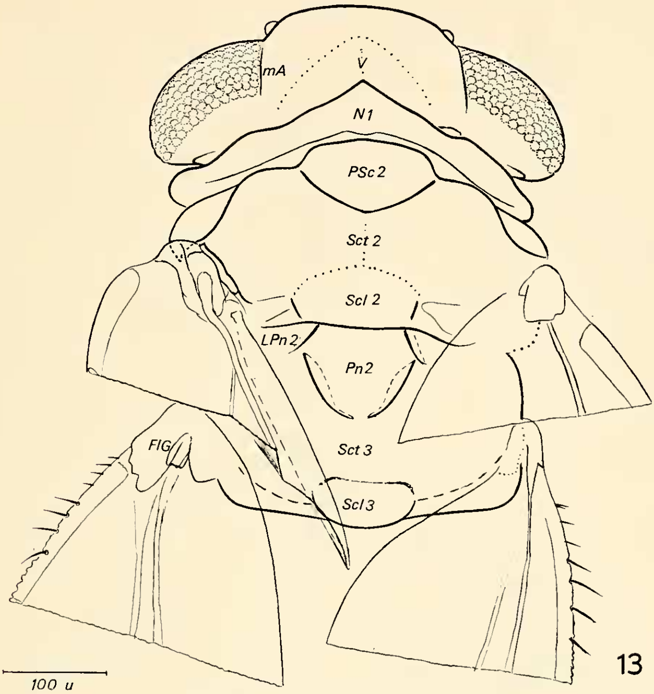


Abb. 13. *Bernaea neocomica* ♀. Kopf, Thorax und Flügelbasis in Dorsalsicht. Abkürzungen wie in Abb. 11. Punktierte Linien sind Knick-Kanten. Linker Vorderflügel steil hochstehend, daher optisch verkürzt; konvexe Lage von R + M und Cu erkennbar. — Bilaterale Variation des Abstands der Flügelkopplungsborsten voneinander und vom Flügelgelenk. Bilaterale lageabhängige Verschiedenheit in der Form des Flügelgelenks FlG.

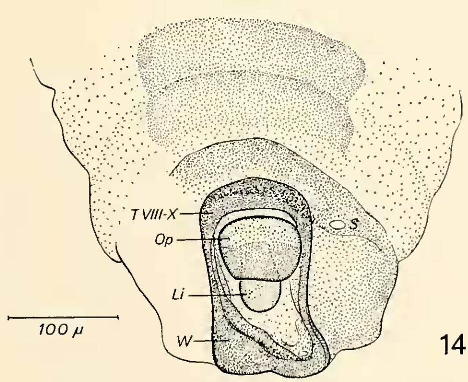
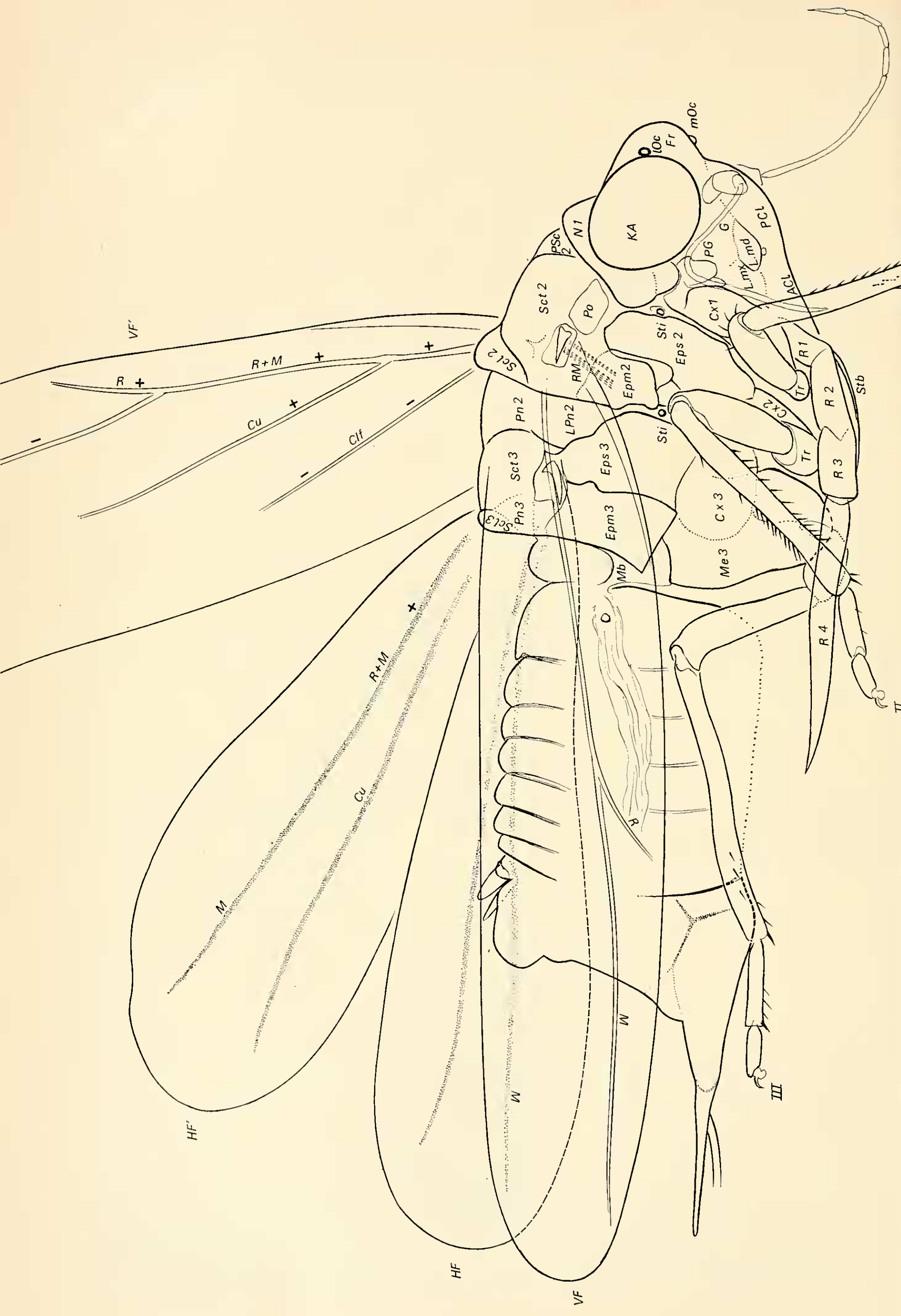
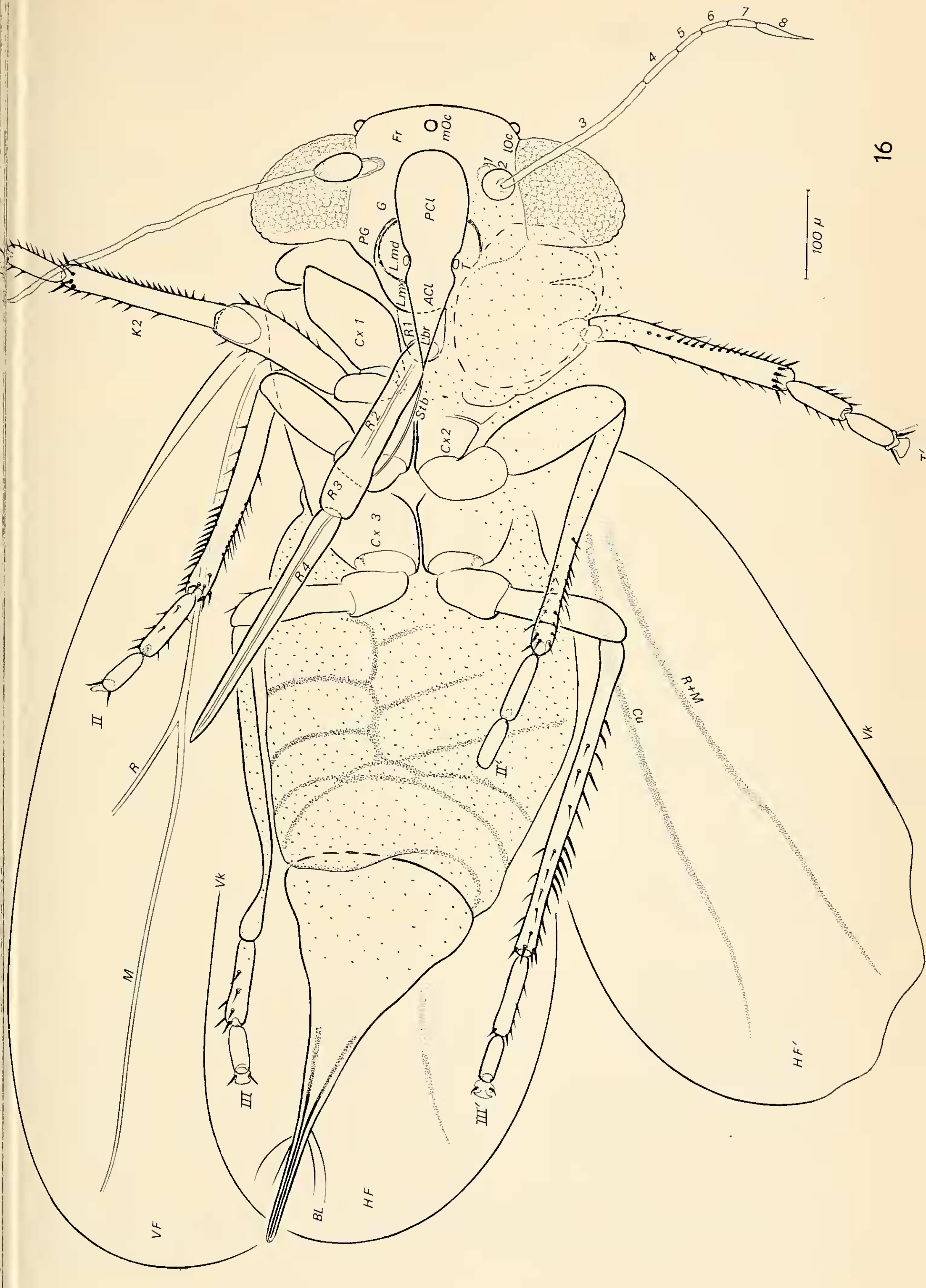


Abb. 14. *Bernaea neocomica*. Abdomenende in Dorsalsicht (cf. Abb. 15). Punktierung gibt die Helligkeitswerte (Sklerotisierungsgrad) wieder. Li = Lingula, Op = Operculum, S = Stigma, TVIII—X = Chitinring (Tergit 8—10 nach WEBER 1935), W = Wulst (caudaler Teil von TVIII—X).


mOc
lOc
Fr
KA
N1
PSc 2
G
PCL
PG
L.md
L.mx
ACL
Sct 2
Po
Cx1
Sti
Eps 2
R 1
Stb
Sct 2
RM
Epm2
Tr
R 2
Cx 2
Pn 2
LPn 2
Sti
Tr
R 3
Sct 3
Eps 3
Cx 3
Pn 3
Scl 3
Epm 3
Me 3
Mb
R 4
II
III
VF'
R + M
R
Cu
Clf
R+M
Cu
M
HF'
R
M
M
HF
VF

15


Fr
mOc
lOc
PCl
G
PG
L.md
L.mx
ACl
T
R1
Lbr
Cx 1
K2
R2
Stb
Cx2
R3
Cx 3
R4
R+M
Cu
Vk
R
M
VF
HF
BL
HF'
100 μ

16

O c e l l e n : Es sind 3 Ocellen von ca. 15 μ Durchmesser vorhanden, die lateralen sind bei dieser Art im Abstand von ca. 8 μ vom oralmedianen Komplexaugenrand angeordnet (Abb. 13, 16); die mediane Ocelle in Lateralsicht (Abb. 15) aus der Kopfkontur vorgewölbt.

A n t e n n e n : Auf das schmal ringförmige erste und das eiförmig aufgetriebene 2. Glied folgt ein riesiges langes 3. Segment (entspricht der halben Kopfbreite); distal folgen die sich geringfügig verkürzenden zylindrischen Segmente 4—7 und das spindelförmige, lang zugespitzte Endglied, Segm. 8 (Abb. 19, 20). Ringelung ist nur im Basalteil des 3. Segm. ausgeprägt, die anderen Glieder weisen glatte Kontur auf. Strukturen, die sich als Sinnesorgane deuten lassen, finden sich nur in geringer Zahl (trotz Beobachtung bei 500-facher Vergrößerung und klarer Sicht).

E p i c r a n i u m und V o r d e r k o p f : Die von WEBER (1935, Textabb. 1 f) an rezenten Aleyrodina vorgenommene Deutung der Kopfelemente kann durch die Fossilien in einigen Punkten ergänzt werden:

Die Abgrenzung der S t i r n ist bei rezenten nicht direkt möglich, da ihre Kennmarken, die Grenzlinie des vorderen Clypeusrandes sowie die mediane Ocelle, fehlen. Daher war man bisher auf Vermutungen angewiesen. So kam WEBER (1935, Textabb. 1 f) zu dem Schluß, die (bei rezenten verschwundene) Medianocelle und somit auch die Stirngrenze läge hinter (caudal) der Fühlerinsertion, während ISLAS (1951) die Stirngrenze vor dieser Marke annahm. — Bei den beiden Kreidefossilien sind die Medianocellen vorhanden und liegen weit vor der Fühlerinsertion, der Clypeusvorderrand und damit die Stirngrenze liegt ebenfalls vor der Fühleransatzstelle.

Die von WEBER (1935: 5, Textabb. 1 f, Tafelabb. 5) als „H a u t f a l t e F a" bezeichnete Linie, welche jederseits annähernd parallel zum Clypeusrand zwischen Lateralocelle und Genae verläuft, ist bei den Fossilien deutlich. Sie markiert hierbei die mediane Grenze der Komplexaugen. *Diese Linie gibt also die ventralmediane Grenze des ursprünglich ommatidientragenden Bereiches an.* Für diese Deutung spricht auch die bei WEBER (l. c., Tafelabb. 5 e) ersichtliche Dünnwandigkeit dieses Bereiches (die Wandstärke beträgt nur die Hälfte der Chitindicke der angrenzenden Bereiche).

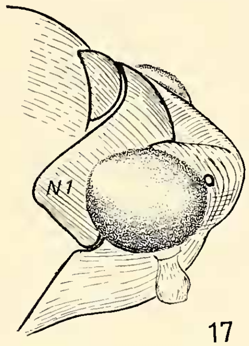
Der scharf begrenzte Kopfteil des C l y p e o l a b r u m ist stark vorgewölbt. Ein lateraler Einschnitt jederseits markiert die Grenze zwischen Postclypeus (vorn, d. h. der Kopfspitze genähert) und der caudalen Hälfte, die sich (nach WEBER 1935:

Abb. 15. *Bernaea neocomica.* Lateralsicht. Gesamtkörperlänge 1,3 mm. + — = konvexe bzw. konkave Lage der Flügeladern, Clf = Clavusfurche, Cu = Cubitus, Cx 1, 2, 3 = Coxa, Epm 2, 3 = Epimerum, Eps 2, 3 = Episternum, Fr = Frons, G = Genae, HF, HF' = rechter bzw. linker Hinterflügel, K 1 = Meßpunkt Kathete 1 (s. S. 7), KA Komplexauge, L. md. = Laminae mandibulares, L. mx. = Laminae maxillares, lPn = Lateropostnotum, lOc = Lateralocelle, M = Media, Me 3 = Meron des Hinterbeins, Mb = Membran, mOc = Medianocelle, N 1 = Pronotum, Po = Polster, R = Radius, R + M (+ Cu) = gemeinsame Stammader von Radius und Media (und Cubitus), R 1, 2, 3, 4 = Rüsselglieder 1—4, RM = Rückziehmuskel des Vorderflügels, PCl = Postclypeus, PG = Paragenae, Pn 2, 3 = Postnotum, Psc = Praescutum, Scl 2, 3 = Scutellum, Stb = Stechborsten, Sti = Sigma, Tr = Trochanter, VF, VF' = rechter bzw. linker Vorderflügel.

Abb. 16. *Bernaea neocomica.* Ventralsicht. Punktierung = Zone der weißen Trübung. 1—8 = Nummer der Antennenglieder. Zusätzlich zu den Abkürzungen der Abb. 15: ACl = Anteclypeus, BL = Borsten des Legeapparats, K 2 = Meßstrecke Kathete 2 (s. S. 7), Lbr = Labrum, T = Tentoriumsöffnungen, VK = Vorderkante des Flügels.

4) aus Anteclypeus und Labrum zusammensetzt (nach Islas 1951 insgesamt als Labrum bezeichnet). Die Grenze zwischen beiden ist aber nicht durch eine Naht oder einen lateralen Einschnitt markiert, möglicherweise stellt aber der aus der Kopfkapsel „herausragende" Teil, der das erste Rüsselglied überdeckt, das gesamte Labrum dar.

Die Platten der Laminae mandibulares grenzen seitlich an den Clypeus an und umschließen den Einschnitt, der Post- und Anteclypeus voneinander trennt; ihre Grenznaht endet typischerweise an der vorderen Erweiterung des Anteclypeus, und andererseits im mittleren Bereich des Postclypeus; dies bestärkt die Deutung bezüglich der Abgrenzung des Clypeusteils (siehe oben).



17

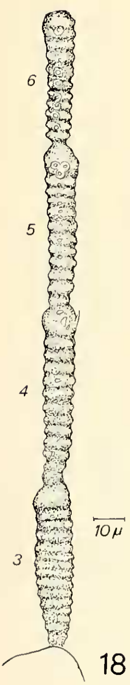
Abb. 17. *Bernaea neocomica.* Kopf und vorderer Thoraxabschnitt schräg von dorsolateral. Vertex eingekerbt, Komplexauge nach hinten vorspringend.

Die Platten der Laminae maxillares schließen weiter seitlich an die Laminae mandibulares an. Sie begrenzen den Kopf seitlich, und schließen sich an Anteclypeus, Laminae mandibulares und Postgenae an.

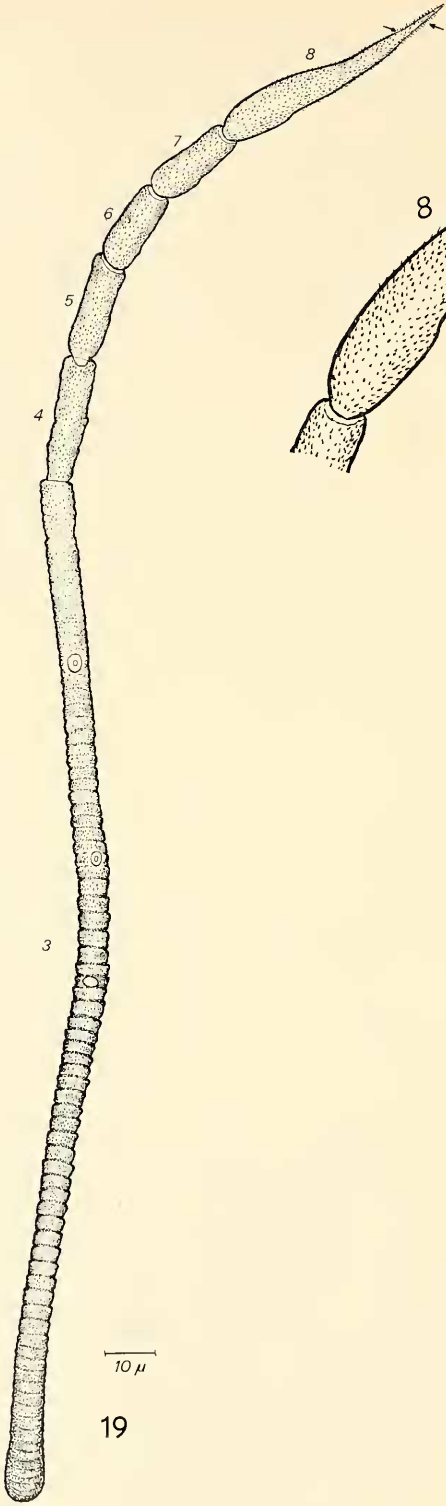
Der Kopfbereich der Postgenae liegt zwischen hinterem medianen Augenrand, lateralem Kopfrand und Laminae mandibulares. Er geht ohne markante Grenze in die Genae über, die sich weiter vorn (zwischen Postclypeus und medianem Augenrand) anschließen.

Mundwerkzeuge: Alle Segmente des Labium sind klar erkennbar (Abb. 15, 16, R 1—4, Stb). Das membranöse, dünnwandige Glied R 1 liegt unter dem spitz dreieckig zulaufenden Labrum, distal schließen sich 3 kräftig sklerotisierte Segmente an, auf deren Ventralseite die rinnenförmige Einfaltung erkennbar ist (Abb. 16, R 2, R 4). Glied R 2 und R 3 sind nicht tief ineinander eingesenkt, sondern teilweise verfalzt (Abb. 15). Die Wandstärke von R 2 ist nicht dicker als an R 2—4. Das Endglied R 4 ist am längsten; es läuft lang und spitz zu. Das Labium ist — wie bei *Heidea* — ungewöhnlich lang, es reicht weit ins Abdomen. Sensillen oder Sinnesborsten sind nicht mit Sicherheit erkennbar.

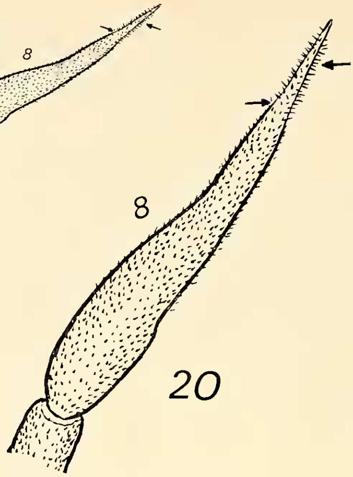
Die Stechborsten sind im Zusammenhang mit der seitlichen Verschiebung des Rüssels beim Einbetten des Tieres aus der Fühlerrinne ausgetreten. Sie sind seitlich des Segm. 2 als stark lichtbrechende parallele Doppellinie erkennbar (Abb. 15 Stb).



18



19



20

Abb. 18. *Heidea cretacica.* Antennengeißel in Ventralansicht. Ringelung und Sinnesorgane (?), bei 800-facher Vergrößerung beobachtet.

Abb. 19. *Bernaea neocomica.* Antennengeißel in Ventralsicht.

Abb. 20. *Bernaea neocomica.* Antennen-Endglied in Ventralsicht (beobachtet bei 900-facher Vergrößerung). Pfeile weisen auf Unterschiede in der Wandstärke und im Microtrichienbesatz hin.

THORAX (Abb. 11, 13, 15, 16, 21—26)

Pronotum: Der schmale, dorsal nach vorn gekippte Kragen (Abb. 15), ragt teilweise über den Vertex (Abb. 13, 15, 17). In Dorsalsicht zeigt seine Vorderkante jederseits eine Stufe und median eine scharfe Spitze (Abb. 13). Das Pronotum ist geringfügig breiter als der Kopf (Abb. 11). — Die Existenz von Borsten auf dem Pronotum ist fraglich.

Meso- und Metathorax: Praescutum, Scutum, Scutellum, Postnotum und „Polster" sind deutlich voneinander abgegrenzt erkennbar (Abb. 13, 15). Vor allem die Form des Praescutum unterscheidet sich markant von der Ausbildung bei *Heidea cretacica*. In Lateralsicht sind auch Epimeron, Episternum, erkennbar (Abb. 15). Zwei parallele Muskelzüge zwischen Flügelgelenk und Epimeron sind als Reste des Flügelrückziehmuskels des Vorderflügels erhalten. Zwischen Pro- und Mesothorax und zwischen Meso- und Metathorax liegt je ein Stigma.

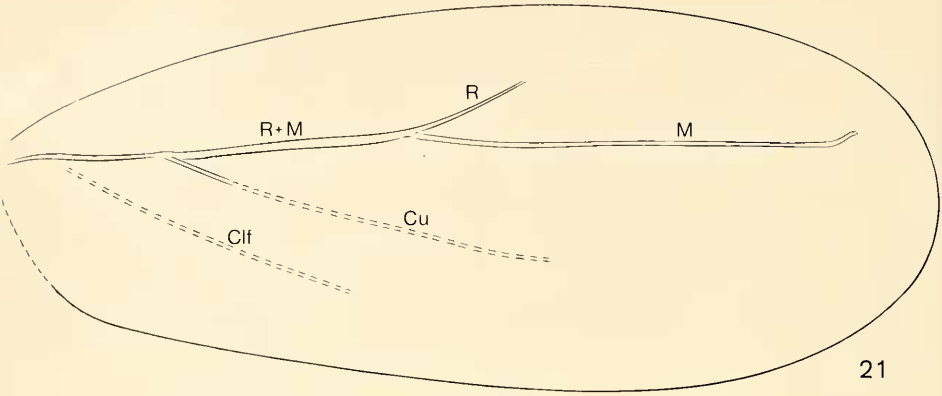
Flügel: Der Umriß ist gerundet, jedoch mehr langgestreckt als bei *Heidea cretacica* (Längen-/Breiten-Verhältnis des Vorderflügels 2,5 : 1): die Flügel in Planlage sind in Abb. 21, 22 dargestellt. Von allen Flügeladern sind die beiden Adern des Hinterflügels am deutlichsten: nur diese sind breit braun pigmentiert. Alle anderen Flügeladern sind nur als farblose Kanten entwickelt. Die Stammader, Radius und Media des Vorderflügels sind bei diesem Tier sehr gut markiert, da sich beim Einbetten des Tieres in dem Flügelknick Luftblasenreihen angesetzt haben. — Der hochstehende linke Vorderflügel läßt auch Cubitus und Clavusfurche erkennen. Er mußte zur Beobachtung der Dorsalseite des Körpers bis nahe an die Basis abgeschliffen werden, und dieser Querschliff läßt die konkave bzw. konvexe Lage der Adern sehr deutlich erkennen(Abb. 25). Demgegenüber ist der rechte Vorderflügel bei Einbetten des Tieres offenbar flach gespannt worden, so daß bei diesem die hinteren Adern leider nicht mehr erkennbar sind; in die Abb. 21 mußten Cu und Clf daher nach ihrer Lage im anderen Flügel (gestrichelt) hineinkonstruiert werden. — Der linke Vorderflügel ist im Distalteil sekundär leicht verfaltet.

Am Hinterflügel sind zwei braun pigmentierte Längsadern sehr deutlich erkennbar. Die vordere (R + M) weist in ihrem Distalteil einen Knick auf; diese Stelle darf als Gabelungspunkt der R + M in die deutlich vorhandene Ader M und die nicht mehr ausgebildete Ader R gedeutet werden. — Die hintere Ader muß die Cu darstellen, da sie — im Gegensatz zur Clavusfurche — pigmentiert ist, weit oral und nicht gerade gestreckt verläuft und nicht tief in die Flügeloberfläche eingesenkt ist. — Clavusfurche und Analader sind im Hinterflügel nicht auffindbar.

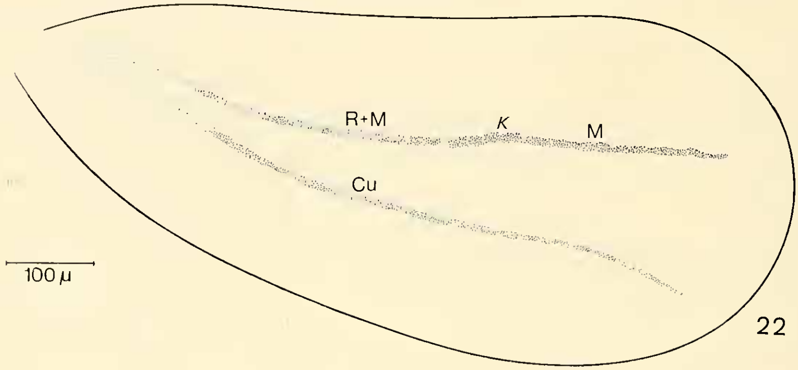
Die bei diesem Fossil deutlich pigmentierte Ausbildung von zwei Längsadern (R + M, Cu) im Hinterflügel schließt die Brauchbarkeit dieses Merkmals für die Familiendiagnose der Aleurodicidae aus (s. S. 52).

Der Flügelrand weist verschiedene Besonderheiten auf: Im basalen Bereich des Vorderflügels ist eine schmal dreieckige Struktur auffällig, die offenbar eine Lamelle der Flügelunterseite darstellt: Ihr Hinterrand bildet eine scharfe, stark lichtbrechende Grenze, beim Focussieren läßt sich klar erkennen, daß dieser in einer anderen Ebene liegt als die (durch Punktierung kenntliche) Flügeloberfläche (Abb. 23).

Im Bereich dieser Lamelle ist der Flügelvorderrand unterschiedlich skulpturiert: basal ist er unregelmäßig und mit einzelnen sehr dünnen hyalinen Börstchen von



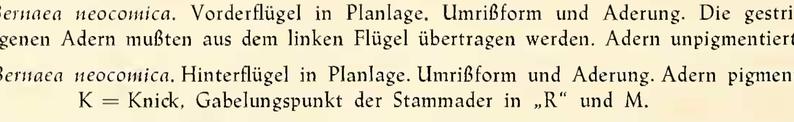
21



22



23



24

Abb. 21. *Bernaea neocomica*. Vorderflügel in Planlage. Umrißform und Aderung. Die gestrichelt eingetragenen Adern mußten aus dem linken Flügel übertragen werden. Adern unpigmentiert.

Abb. 22. *Bernaea neocomica*. Hinterflügel in Planlage. Umrißform und Aderung. Adern pigmentiert. K = Knick, Gabelungspunkt der Stammader in „R" und M.

Abb. 23. *Bernaea neocomica*. Basale Vorderkante des Vorderflügels. H = beborstete Höckerchen, P = Punktierung der Flügelmembran, vL = ventrale Lamelle (auf der Unterseite der Flügelspreite).

Abb. 24. *Bernaea neocomica*. Basale Vorderkante des Hinterflügels. kB = kurze Borsten, lB = lange Borsten des Flügelkopplungsapparats. H und P wie in Abb. 23.

ca. 5 μ Länge besetzt, im distalen Drittel der Lamelle beginnt die Reihe der Höckerchen, welche jeweils mit einigen nach distal gerichteten hyalinen Börstchen (ca. 2—3 μ Länge, Dicke im Bereich der Auflösungsgrenze) bestanden sind. Offenbar steht je 1 Reihe dieser Höckerchen etwas dorsal bzw. etwas ventral neben der glatten eigentlichen Flügelvorderkante. — Am Ende der Lamelle verflachen die Höckerchen und ihr Börstchenbesatz wird noch undeutlicher, und in dieser Ausbildung bilden sie auch den übrigen Flügelrand.

Im Hinterflügel fehlt die dreieckige Lamelle, es zieht jedoch eine annähernd gleichbleibend breite Zone parallel zum Flügelrand (Abb. 24); ihr hinterer Rand ist aber nicht so scharf und stark lichtbrechend abgesetzt. Die (Doppel-)Reihe der Höckerchen beginnt etwa im gleichen Abstand vom Thorax wie im Vorderflügel,

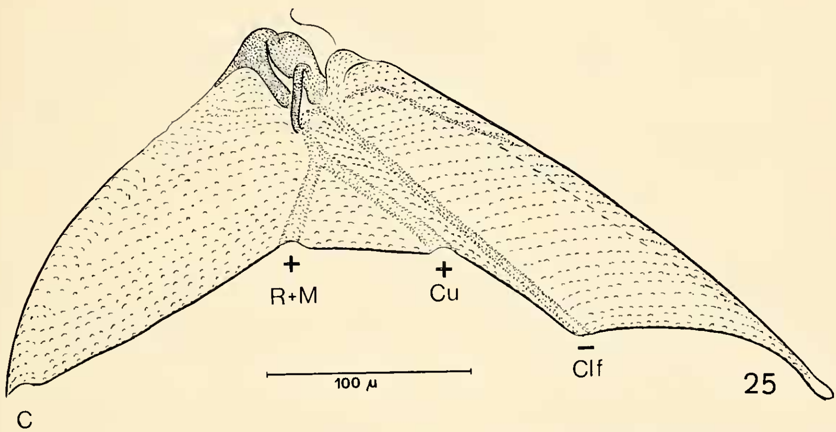
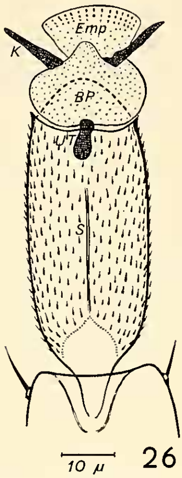


Abb. 25. *Bernaea neocomica.* Flügelrelief. Querschliff durch das basale Drittel des linken Vorderflügels (cf. Abb. 15). Flügel erscheint durch die Schräglage perspektivisch verkürzt. Adern R + M bzw. Cu konvex; Clavusfurche konkav.

doch ist die gesamte vordere Flügelkante bis fast zur Flügelspitze (sowie offenbar ein Stück in der Mitte des Flügelhinterrandes) mit solchen Höckern versehen. — Im basalen Flügeldrittel des Hinterflügels steht eine Reihe von 4 ca. 10 μ langen und 4 ca. 20 μ langen (und etwas dickeren) Borsten, die den (sensorischen oder mechanischen) Flügelkopplungsmechanismus darstellen. Bilaterale Variation der Abstände s. Abb. 13.

Die F l ü g e l o b e r f l ä c h e n s t r u k t u r weist Verschiedenheiten auf: In der proximalen Flügelhälfte des Vorderflügels, insbesondere deren vorderem Bereich (auch außerhalb der „Lamelle") ist eine (bei 500-facher Vergrößerung) sehr deutliche relativ grobe Punktierung erkennbar, wobei um jeden stark lichtbrechenden Punkt (Börstchenansatzstelle?) ein lichtbrechender Kreis erscheint. Die Flügelmembran ist in diesem Bereich gelb gefärbt. Nach distal und caudal wird diese Punktierung rasch schwächer und scheint dann völlig zu fehlen; die Flügelmembran ist hier farblos. [Unregelmäßige und nur schwach lichtbrechende Tupfen liegen hier auf dem Flügel, es dürfte sich hierbei aber um künstliche Strukturen (Feuchtigkeitsspuren beim Einbetten des Insekts) handeln.]

In etwas feinerer Ausführung findet sich die beim Vorderflügel erwähnte Punktierung (Microtrichienansatzstellen) auf den gelben Adern (R + M, Cu) sowie der Randader des Hinterflügels. Während die Fläche der basalen Flügelhälfte nackt zu sein scheint, ist die distale auch auf der Membran mit Punktierung versehen, sie ist schwächer als diejenige der Adern. — Eine Skulpturierung wie bei *Heidea cretacica* (Abb. 8, 9) ist an keiner Stelle vorhanden.



26

Abb. 26. *Bernaea neocomica. Letztes Tarsenglied* (p_I) in Ventralansicht. BP = basales Polster, Emp = Empodium (Paronychium), K = Kralle, S = Sehne, UT = Unguitractor.

B e i n e : Stellung und relative Größe der Coxen 1, 2, 3 (Sprungvermögen) sowie Form, relative Länge der übrigen Beinglieder stimmen grundsätzlich mit der Ausbildung bei *Heidea cretacica* (S. 15) überein. Die Maße der Tibien betragen ca. 0,31—0,37 mm (s. S. 7), der Tarsen ca. 0,08—0,10 mm (ta_1) bzw. ca. 0,05—0,06 mm (ta_2). Die Beborstung enthält verschiedene Borstentypen. An den Tibien sind deutliche Borstenkämme ausgebildet. Da das ganze Fossil stärker gefärbt ist als das Exemplar von *Heidea cretacica*, sind auch die Borsten besser erkennbar, so daß die in Abb. 16 gezeichneten Borsten wohl nahezu vollständig sind. Der Microtrichienbesatz der Beinglieder sowie die Form des Empodium, der Basalpolster, der Stellung der Krallen, sowie Unguitractor und Sehne (Mechanismus zur Krallenbewegung) sind in Abb. 26 dargestellt. Die Form des Empodiums ist an den verschiedenen Beinen etwas unterschiedlich (Abb. 16, III, III'), sie ist jedoch immer breit.

ABDOMEN (Abb. 14, 15, 16)

Die stielartig abgesetzte B a s i s des Abdomens (verkleinertes Segment 1, riesiges Segment 3) ist besonders in Seitenansicht (Abb. 15) deutlich.

T e r g i t e und S t e r n i t e : Die Tergite sind sklerotisiert, ihre Grenzen sind gut markiert. Im Gegensatz zu rezenten Aleyrodina (Weber 1935, Tafelfig. 18) ist die sklerotisierte Fläche der vorderen und hinteren Segmente etwa gleich groß. Die Sternite sind nahezu unsklerotisiert, doch sind sie erkennbar voneinander abgegrenzt. Wahrscheinlich ist die Zahl der Stigmen reduziert.

W a c h s p l a t t e n : Es kann als sicher gelten, daß die bei rezenten und tertiären Aleyrodina vorhandenen Porenfelder der Wachsplatten fehlen. Je eine solche Platte (median unterbrochen) müßte die verschmolzenen Sternite 3 + 4 bzw. Sternite 5 + 6 bedecken und auch in Seitenansicht beobachtbar sein (Weber 1935, Tafelabb. 18 a, c). Bei diesem Fossil sind jedoch keine Porenfelder erkennbar, und die Segmente 2, 3, 4 und 5 sind voneinander abgegrenzt (Abb. 16). In Ventralansicht ist die Oberfläche der Sternite zwar durch weiße Trübung verdeckt (in Durchlicht lassen sich Segmentgrenzen erahnen); dies bedeutet jedoch nicht zwingend, daß diese Trübung etwa durch die Wachsproduktion erzeugt würde.

Vielmehr kommt die weiße Trübung durch den Austritt von Zersetzungsprodukten der inneren Organe zustande. Dies erfolgt an den schwach sklerotisierten Stellen der Körperwand, sei es durch Diffusion oder durch Öffnungen, die durch Aufreißen der Wand entstehen (Aufblähungszonen wie der Bereich der Vordercoxa in Abb. 16 oder die rechte Thoraxseite in Abb. 2 weisen hierauf hin). Dies erklärt, warum an stärker sklerotisierten Stellen wie Frons, Tergiten, Legeapparat, und an Stellen, die nur geringe Mengen an Weichkörper enthalten (distale Beinglieder), keine Trübung auftritt. — Im übrigen tritt diese Trübung z. B. im Baltischen Bernstein auch bei Insektengruppen in Erscheinung, die gar kein Wachs produzieren, so daß die Herkunft der Trübung von Zersetzungserscheinungen des Körperinneren als gesichert angesehen werden kann.

E n d s e g m e n t e : Während die basalen 8 Segmente gleichartig aus spangenförmigen Elementen bestehen, sind die Endsegmente zu einem unregelmäßig differenzierten Komplex verschmolzen, der dorsal den Analapparat, einen ihn umschließenden Ring (nach Weber 1935, Tafelfig. 19 a ist dies Tergit VIII—X) mit einem caudalen „Wulst" (s. Abb. 14), sowie ventral den Legeapparat umfaßt. Borsten sind (außer auf dem Legeapparat) nicht erkennbar.

A n a l a p p a r a t : Er unterscheidet sich in jeder Hinsicht von der Ausbildung bei *Heidea cretacica*. Wie die Seitenansicht (Abb. 15) zeigt, sind Operculum und Lingula zwei flach plattenförmige, nach caudal zeigende Gebilde, die in Dorsalsicht (Abb. 14) gerundet trapezoid bzw. zungenförmig aussehen.

L e g e a p p a r a t (Abb. 15, 16): Er weicht in mehrfacher Hinsicht stark von der Ausbildung bei rezenten und tertiären Aleyrodina ab (s. S. 37). Bei *Bernaea neocomica* ist er außerordentlich lang, ungewöhnlich schlank und massiv sklerotisiert; er ist horizontal orientiert, offenbar nicht nach dorsal klappbar. — Er trägt einige lange Borsten.

IV. D i f f e r e n t i a l d i a g n o s e z w i s c h e n *H e i d e a c r e t a c i c a* u n d *B e r n a e a n e o c o m i c a*

Die große Zahl der Merkmalsverschiedenheiten der beiden vorhergehend behandelten Fossilien schließt Artidentität mit Sicherheit aus, insbesondere deshalb, weil es sich weitgehend um prinzipielle (qualitative) Unterschiede handelt:

Tabelle 1: Differentialdiagnose der beiden Unterkreidefossilien

KOPF	*Heidea cretacica*	*Bernaea neocomica*
1. Kopfbreite etwas ... als Pronotumbreite (d')[5]	kleiner	größer
2. Umrißform der Komplexaugen (v')	Viertelkreissektor	± elliptisch
3. Lateral-caudaler Augenrand (v')	ca. 90°-Ecke	weich gerundet
4. Linker und rechter medianer Augenrand (d') nach caudal	divergierend	parallel
5. Winkel zwischen medianem und caudalem Augenrand (v')	$< 90°$	$> 90°$
6. Mediane Augengrenzen nach caudal ... (v')	konvergierend	divergierend
7. Augen (insgesamt) nehmen ... der Kopfbreite ein (v')	$^2/_3$	$^1/_2$
8. Augen (insgesamt) nehmen ... der Kopfbreite ein (d')	$^2/_5$	$^1/_2$
9. Längsachse des Komplexauges (l', s. Abb. 2, 15)	/	\
10. Abstand zwischen Komplexauge und Lateralocelle (d', v')	fehlt	vorhanden
11. Scheitel (l')	konvex	konkav
12. 1. Antennengeißelglied ... so lang wie das distal folgende	1 ×	8 ×
13. Ringelung an den Geißelgliedern ...	1—4 (mindestens)	nur 1
14. Rüssel: Wandstärke des Segments 2	dick	normal
15. Verbindung zwischen Rüsselgliedern 2 und 3 (s. Abb. 4, 15)	zylindrisch eingeschoben	teilweise eingefalzt
16. Längenverhältnis der Rüsselglieder 3 und 4	$R3 > R4$	$R3 < R4$
17. Form des Rüsselglieds 4: ... zugespitzt (v', l')	kurz	lang
THORAX		
18. Pronotum-Vorderkante (d')	stumpf (140°)	spitz (110°)
19. Stufe im lateralen Pronotumdrittel (d') ...	fehlt	vorhanden
20. Pronotum (d') über den Kopfhinterrand ...	nicht vorgezogen	vorgezogen
21. Ommatidientragender Bereich des Komplexauges reicht ... caudal über den Pronotumvorderrand (l', d')	nicht	weit
22. Längen-/Breiten-Verhältnis des Vorderflügels ...	1,7	2,5
23. Ventrale Lamelle im basalen Vorderflügel	fehlt	vorhanden
24. Flügelvorderrand ... borstentragenden Höckerchen	ohne	mit
25. Punktierung des Vorderflügels im Distalbereich	vorhanden	fehlend
26. Punktierung des Hinterflügels auf dem vorderen Flügelsaum	fehlend	vorhanden
27. Punktierung des Hinterflügels auf der Flügelfläche	vorhanden	fehlend
28. Adern des Hinterflügels	unsichtbar	deutlich pigmentiert
ABDOMEN (ohne die geschlechtsbedingten Unterschiede)		
29. Höcker lateral des Analapparats	vorhanden	fehlend
30. Operculum (d', l') ...	rinnenförmig	plattenförmig
31. Lingula (d') distal ...	dolchartig zugespitzt	zungenförmig verbreitert

[5]) d' = Dorsalansicht, v' = Ventralansicht, l' = Lateralansicht.

Für die Entscheidung der Artidentität oder Artverschiedenheit von später zu bearbeitenden „ähnlichen" Formen, die als ♀ von *Heidea cretacica* bzw. als ♂ von *Bernaea neocomica*, oder als zusammengehörige ♂ und ♀ einer noch unbekannten Art in Frage kommen, werden die an rezenten Aleyrodina gewonnenen Erkenntnisse des möglichen Sexualdimorphismus berücksichtigt werden müssen.

V. Zum Problem des Artidentitäts-Nachweises bei ♂ und ♀ Aleyrodina

Allgemeines: Da die Imagines der rezenten Aleyrodina offenbar nur bearbeitet werden, wenn sie aus Zuchten schlüpfen, ist in diesem Fall die Zuordnung zu — auf Puparien basierenden — Gattungen und Arten möglich; die Untersuchung von Feinheiten der Imaginalmorphologie unterbleibt daher im allgemeinen. Die Bestimmung einzelner Individuen und insbesondere die Zuordnung z. B. von ♀♀ zu bisher ausschließlich beschriebenen ♂♂ ist bisher leider kein Anliegen der rezenten Aleyrodina-Untersuchungen.

Dieses Problem besteht jedoch bei der Bearbeitung von Fossilien.

In Bezug auf große Strukturen ist einiges über Sexualdimorphismus von rezenten Aleyrodina bekannt. Nur in Einzelfällen wurden erhebliche Unterschiede zwischen artgleichen ♂ und ♀ gefunden, und diese Differenzen sind im allgemeinen gradueller (quantitativer) Art. Nur ausnahmsweise (z. B. *Neomaskellia*-Flügel, s. u.) sind die Verschiedenheiten so groß, daß man von prinzipiellen (qualitativen) Unterschieden sprechen kann. Es wäre interessant zu wissen, ob in diesen Fällen andere Feinmerkmale wie Flügelpunktierungsmuster, Art und Ausdehnung von Höckerchenreihen am Flügelrand, Pigmentierungsgrad von Adern, Form von Thoraxskleriten etc. geschlechtsunabhängig ausgebildet sind — doch liegen solche Feinuntersuchungen meines Wissens noch nicht vor.

In diesem Zusammenhang wäre auch bei denjenigen Aleyrodina, die saisondimorph unterschiedlich große Imagines zeigen (Müller 1962: 358) eine Feinuntersuchung interessant, da sie Aufschluß über eine eventuelle einfache Größenabhängigkeit einzelner Feinmerkmale geben kann.

Von den folgenden morphologischen Elementen ist geschlechtsgebundene Verschiedenheit bei einzelnen Arten nachgewiesen:

Größe: Während allgemein die ♀ größer als die ♂ sind und auch längere Flügel aufweisen, gibt es auch Formen, bei denen die Verhältnisse umgekehrt liegen (z. B. *Aleurodicus giganteus*: ♀ 2,33 mm, ♂ 2,95 mm Körperlänge), oder solche, bei denen beiden Geschlechtern etwa gleiche Längenmaße zukommen.

Flügeladerung: In extremen Fällen kann mit dem Unterschied in der Flügellänge (und Körpermasse) eine unterschiedliche Flügeladerung auftreten. Besonders krass ist dies bei *Neomaskellia bergi* ausgeprägt, wobei der „normal große" ♀-Flügel (1,36 mm) eine gewinkelte Längsader und eine kleine basale Ader sowie den „üblichen" (ovalen) Flügelumriß aufweist, während der winzige ♂-Flügel (0,64 mm) eine einzige einfach langgestreckte Ader und rechteckigen Flügelumriß zeigt (Quaintance & Baker 1917, Taf. 77, fig. 5,9).

Antenne: ♂ und ♀ Antenne können in Form, Länge sowie Sinnesorgan- und Borsten-Besatz der Einzelglieder identisch sein, oder in allen diesen Punkten erheblich voneinander abweichen (s. Dobreanu & Manolache 1955, 1956, Islas

1951, Quaintance & Baker 1917, Taf. 44, fig. 18, 19, Taf. 46, fig. 13, 14 — *Aleurolobus*-Arten; Russel 1960: 123 — *Corbettia*; Silvestri 1911 — *Aleurodes*, etc.).

Analapparat: Das Operculum (in noch geringerem Umfang die Lingula) kann bei ♂ und ♀ unterschiedliche Form zeigen (besonders instruktiv die vergleichenden Abbildungen bei Dobreanu & Manolache 1955, 1956), wobei die Variation aber nur auf graduelle Abstufungen innerhalb desselben Bauplans beschränkt bleibt.

D Tertiäre Aleyrodina

I. Bisher beschriebene fossile Aleyrodina-Imagines

Wegen der Winzigkeit und der extrem schwachen Sklerotisierung (inclusive der Flügel) sind Aleyrodina-Imagines praktisch nur in Harzen fossilisierbar. Die ältesten bisher bearbeiteten Aleyrodina-Imagines stammen aus Harzen des Tertiär: Aus dem Baltischen Bernstein wurde bisher offenbar nur 1 ♂ beschrieben: „*Aleurodes aculeatus*“ Menge 1856 (nach Handlirsch 1906—1908: 1083), auch Bekker-Migdisova (1962 in Rodendorf) führt als Fossilfund dieser Gruppe nur (übersetzt) „eine einzige Gattung“ aus dem Baltischen Bernstein an — wohl ein Hinweis auf dasselbe Fossil. Leider ist es mir nicht gelungen, die hundert Jahre alte, im „Programm der Petrischule Danzig“ erschienene Beschreibung zu Gesicht zu bekommen, so daß ich über die Bedeutung dieser fossilen Aleyrodide keine Aussage machen kann.

Aus dem Burmesischen Bernstein wurde durch Cockerell (1919) ein Aleyrodina-♂ („*Aleurodicus burmiticus*“) bekannt gemacht. Aus seiner skizzenhaften Bearbeitung ist erkennbar, daß das dritte Antennenglied stark verlängert ist, daß Parameren und Aedeagus langgestreckt sind und der Hinterflügel außer der Gabelader eine weitere hintere Ader aufzuweisen scheint. Selbst dann, wenn die hintere dieser Adern als deutlich pigmentierte Ader (und nicht als Furche, die aber bei Fossilien oft recht deutlich in Erscheinung tritt) ausgebildet ist, kann hiermit eine Zuordnung des Fossils zu den Aleurodicidae nicht gesichert werden (s. S. 52). Weiterhin sind die Hauptkennzeichen der Familie Aleurodicidae in der Cockerellschen Beschreibung nicht nachgewiesen: Über den Vorderflügel fehlen alle Angaben, und es ist sehr fraglich, ob man aus der Skizze des Mittelbeins die Form des Empodiums (als 1/2 mm großes Strichlein dargestellt) als einfache Borste deuten darf; in der Darstellung kommt weder der für Aleyrodina übliche Abstand zwischen ta_2-Ende und Klaueninsertion zum Ausdruck, noch der hyaline Höcker, auf dem die „Empodium“-Borste inserieren müßte.

Ist also schon die Deutung des Fossils als Mitglied der Familie Aleurodicidae mit der gelieferten Dokumentation nicht ausreichend belegt, so ist die Zuordnung zur Gattung *Aleurodicus* noch weniger begründet, denn es fehlen die nötigen Angaben über Kopf und Vorderflügel. Gegen die Zugehörigkeit zu *Aleurodicus* spricht die beträchtliche Länge des Aedeagus (welcher bei dieser Gattung gewöhnlich kurz ist).

Zu diesen durch mangelhafte Beschreibung verursachten Unsicherheiten kommt noch der Umstand, daß manche Gattungsdiagnosen für Imagines nicht genügend differenziert sind: so lassen sich z. B. die Aleurodiciden *Dialeurodicus* und *Leonardius* nur bei Kenntnis der Puparien unterscheiden. Weitere Zuordnungsschwierigkeiten ergeben sich dadurch, daß z. B. *Paleyrodes* Flügel wie Aleyrodidae aufweist, aber

wegen des Empodiums und der zusammengesetzten Wachsporen in die Familie Aleurodicidae gestellt wird.

Die Existenz von Aleurodicidae oder gar der Gattung *Aleurodicus* im Tertiär ist also durch die Beschreibung von „*Aleurodicus aculeatus*" Cockerell keineswegs gegesichert.

II. Neue Aleyrodina-Fossilien aus dem Baltischen Bernstein

In der Fossiliensammlung des „Universitetets Zoologiske Museum" Kopenhagen (siehe LARSSON 1965) befinden sich 13 Exemplare Aleyrodina aus dem Baltischen (Dänischen) Bernstein. Durch die Freundlichkeit von Herrn Dr. Sv. G. LARSSON, dem ich hierfür herzlich danke, konnte ich an diesen Fossilien Beobachtungen anstellen.

Insbesondere wollte ich feststellen, ob diese tertiären Fossilien schon den kompletten Merkmalssatz (Synapomorphien) der rezenten Aleyrodina aufweisen oder ob sie noch plesiomorphe Übereinstimmungen mit den Kreidefossilien zeigen. Soweit es sich um relativ große Merkmale (Kopfform, Komplexaugengröße, Rüssellänge etc.) handelt, konnten diese unter dem Binokular (100-fach) beobachtet werden, ohne die Bernsteinstücke anzuschleifen, bei Feinmerkmalen wie Medianocelle, Zahl der Fühlerglieder, Wachsplatten konnten auf diese Weise nur bei günstiger und oberflächennaher Lage eindeutige Aussagen ermöglicht werden, aber in all den Fällen, in denen eine solche Beobachtungsmöglichkeit gegeben war, ließ sich die Identität der Merkmalsausbildung mit rezenten feststellen. Das Anschleifen unterließ ich mit Rücksicht auf spätere Bearbeiter dieser zum Teil prachtvoll erhaltenen Aleyrodina, denn es besteht die Gefahr, daß die verbleibende dünne Bernsteinschicht über dem Fossil durch Licht, Wärme und Austrocknung Sichtstörungen erhält — während diese Gefahr bei dicker Umhüllung des Fossils geringer ist.

Ich muß aus mehreren Gründen darauf verzichten, diese tertiären Fossilien eingehend zu beschreiben: Abgesehen von dem Zeitaufwand, der mich zu lange von der Bearbeitung unserer Unterkreidefossilien abhalten würde, fürchte ich, daß eine voll befriedigende Durcharbeitung dieser tertiären Formen zur Zeit noch nicht möglich ist. Die Schwierigkeit liegt darin, daß die tertiären Aleyrodina alle Synapomorphien der rezenten aufweisen, also in diese Teilgruppen der *Aleyrodina (sensu stricto) gestellt werden müssen. Da nur ein bescheidener Teil der Aleyrodina-Arten überhaupt im Imaginalstadium bekannt ist und da die Definitionen der Familien für Imagines noch unscharf erscheinen und die Gattungsdiagnosen nur in Einzelfällen ausreichende Charakteristika der Imagines enthalten, scheint mir die s i c h e r e Plazierung der Fossilien in bestehende Gattungsdiagnosen (oder ebenso die sichere Begründung für die Aufstellung neuer Gattungen) unmöglich. Sicherlich können Autoren, die über eine sehr gute Aleyrodina-Vergleichssammlung verfügen, eher diese Schwierigkeit überwinden, indem sie aus eigener Beobachtung zusätzliche neue diagnostische Merkmale erarbeiten. Es ist jedoch zu befürchten, daß erst eine sehr umfangreiche vergleichende Untersuchung der rezenten Aleyrodina (Nymphen und Imagines) zu einer begründeten Vorstellung über die Gliederung der Aleyrodina führt. Der gegenwärtige Stand der Aleyrodina-Systematik wird von einem Kenner dieser Gruppe folgendermaßen gekennzeichnet: „Adults in this sub-family" (Aleyrodinae — entspricht in dieser Arbeit der Familie Aleyrodidae) „cannot as yet be

placed in genera ..." (MOUND 1965: 113). — „At present it is rarely possible to recognize species of whitefly when the only instar available for study is the adult... The record of a further species is not accepted as it is based only upon observations on adults" (MOUND 1966: 399). — „It is barely possible to recognize even the British species of adult whitefly, and moreover it is not possible at present to associate the adults into genera" (l. c.).

Folgende Aleyrodina-Fossilien der Kopenhagener Sammlung standen zur Verfügung (auf die hier angegebenen Nummern wird weiter unten Bezug genommen):

Nr. 1: ♂; Etikett beschriftet „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 16—5 1956"
Nr. 2: ♂; „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 19—6 1964"
Nr. 3: ♂; „Aleyrodidae C. V. HENNINGSEN 19—6 1964"
Nr. 4: ♂; „Aleurodidae A. K. ANDERSEN 28—3 1968"
Nr. 5: ♂; „Aleurodidae A. K. ANDERSEN 28—3 1968"
Nr. 6: Geschlecht fraglich; „... Aleyrodide Dr. J. IPSEN 1/6—1952"
Nr. 7: Geschlecht fraglich; „Aleyrodidae Braconidae J. FLAUENSGAARD 21—1 1961"
Nr. 8: Geschlecht fraglich; „Aleyrodidae C. V. HENNINGSEN 11—10 1963"
Nr. 9: Geschlecht fraglich; „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 19—6 1964"
Nr. 10: ♀; „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 16—5 1957"
Nr. 11: ♀; „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 19—11 1958"
Nr. 12: ♀; „Aleurodidae C. V. HENNINGSEN 1—7 1966"
Nr. 13: ♀; „Aleurodidae A. K. ANDERSEN 28—3 1968"

Im einzelnen können über die ohne weitere Präparation erkennbaren Merkmale folgende Aussagen gemacht werden:

Die Körpergrößen betragen bei ♂ (Stirn bis Paramerenende) 0,85—1,35 mm — (0,85 mm: Nr. 2; 1,3 mm: Nr. 5; 1,35 mm: Nr. 1), und bei ♀ (Stirn bis Legeapparatende) ca. 0,8—1,05 mm (0,8 mm: Nr. 9; 1,0 mm: Nr. 11; 1,05 mm: Nr. 12).

Die Vorderflügellängen betragen bei ♂ 0,85—1,5 mm (0,85 mm: Nr. 2; 0,9 mm: Nr. 3; 1,4 mm: Nr. 5; 1,5 mm: Nr. 1), und bei ♀ 0,85—1,25 mm (0,85 mm: Nr. 9; 1,1 mm: Nr. 11; 1,25 mm: Nr. 12); auch die Exemplare fraglichen Geschlechts weisen entsprechende Flügellängen auf (0,9 mm: Nr. 8; 1,1 mm: Nr. 10).

Der KOPF ist immer wesentlich schmaler als der Thorax, da die Komplexaugen nie so groß und vorstehend ausgebildet sind wie bei *Heidea* und *Bernaea* (gesehen an Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13).

Die Komplexaugen sind nierenförmig, d. h. hinten eingeschnürt (Nr. 1, 8, 10). Die Ommatidien sind im Dorsal- und Ventralbereich des Komplexauges entweder gleich groß (Nr. 1) oder die ventralen sind größer als die dorsalen (Nr. 4, 8, 13).

Zwischen Komplexauge und Clypeolabrum bzw. Stirn ist ein deutlicher Streif ommatidienlos und die Ränder des Komplexauges sind in die Kopfkapsel „eingesenkt" — im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den Kreidefossilien (Nr. 1, 2, 3, 7, 8, 10, 11, 12, 13). Das Komplexauge ist um die Antenneninsertion nicht oder nur geringfügig eingebuchtet (Nr. 1, 3, 5, 8, 10).

Die Lateralocellen können bei Exemplaren mit guten Sichtverhältnissen deutlich als stark lichtbrechende „Kuppeln" neben dem Komplexaugenrand erkannt

werden (Nr. 7, 8, 10, 12, 13). Von der Medianocelle ist auch bei dem größten Exemplar und bei anderen mit guter Beobachtungsmöglichkeit keine Spur zu entdecken (Nr. 1, 8, 10, 11, 13); ich glaube sicher, daß die Medianocelle fehlt.

Antenne: Das 2. Segment ist dick und ellipsoid und trägt einige Börstchen (Nr. 1, 2). Das 3. Segment (= 1. Geißelglied) ist das längste Antennensegment (Nr. 1, 2, 5, 10, 12, 13). Wahrscheinlich weist die Antenne nicht mehr als 7 Segmente auf (Nr. 1, 2, 12); die genaue Zahl ist jedoch erst unter starker Mikroskopvergrößerung sicher zu ermitteln. Das Endsegment der Antenne läuft in eine hyaline Spitze aus (Nr. 1, 2).

Epicranium und Vorderkopf: Eine linienhafte Trennung der Einzelbereiche ist nicht erkennbar, doch ist deren Abgrenzung zum Teil durch die Oberflächenwölbung möglich. Bei einigen Exemplaren liegt ein deutliches Oberflächenrelief vor (insbesondere bei Nr. 1), das die Bereiche von Clypeus, Labrum, Lamina mandibulares erkennen läßt, bei anderen ist die Kopfkapsel mehr geschlossen glatt und nicht mit deutlichen Vorwölbungen versehen (Nr. 2, 3, 8), so daß diese Zonen nicht so klar geschieden sind.

Der Vertex ist dorsal eingedellt (Nr. 5, 10) oder gerundet vorgewölbt (Nr. 1, 7, 8, 12, 13).

Mundwerkzeuge: Der Rüssel ist stets kurz, er erreicht nur die Mittel- oder Hintercoxen (Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 13). Erkennbar sind: ein kurzes Segment unter dem Labrum, ein großes mittleres, das vielleicht nochmals unterteilt ist, und ein scharf abgesetztes, halb so langes Endsegment, das dreieckig zugespitzt ist (Nr. 1, 7); in anderen Fällen ist das letzte Segment nicht so stark vom vorhergehenden abgesetzt, annähernd so lang wie dieses, die Kontur ist geschwungen und kürzer zugespitzt (Nr. 3, 8).

THORAX: Das Pronotum ist unterschiedlich breit kragenförmig, bei manchen ragt es median über den (dann eingedellten) Vertex vor. Das Pronotum überragt den Kopf seitlich (Nr. 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 12, 13). Die Sklerite des Meso- und Metathorax sind bei manchen Exemplaren klar sichtbar (Nr. 1, 4, 7, 8, 12, 13); es kommen graduelle Unterschiede in Form und Größe von Praescutum, Postnotum etc. vor.

Vorderflügel: Der Umriß ist stets weich gerundet (Nr. 1, 3, 5, 8, 10, 12), nie eckig wie bei *Udamoselis*. Im Bereich der Flügelbasis springt die Kontur stets nach vorn (Vorderkante) bzw. nach hinten (Clavus) vor (Nr. 1, 3, 5, 8, 10, 12). Durch eine Einbuchtung im Verlauf der Flügelhinterkontur — sowie durch die Clavusfurche — ist der Clavus stets vom übrigen Flügel abgesetzt.

Mit der angewandten Beobachtungsmethode lassen sich Feinmerkmale wie borstentragende Höckerchen, Börstchen, Lamelle am Flügelrand, Punktstruktur der Membran nicht erkennen (Ausnahme: Nr. 1 mit Höckerchenreihen).

Die Flügelform, d. h. das Verhältnis von Länge zu Breite, schwankt zwischen 1,9 : 1 (plumpe Flügel) und 2,4 : 1 (schmale Flügel). Diese Verhältniswerte stehen nicht in direktem Zusammenhang mit der Flügellänge, wie aus den Werten der Tabelle 2 ersichtlich ist.

Flügeladerung: Bei dem größten Exemplar (Nr. 1: 1,5 mm Vorderflügellänge) ist der komplette Adersatz der Aleyrodina vorhanden. Die Adern sind alle in ihrer konvexen bzw. konkaven Lage klar erkennbar, und alle (mit Ausnahme der Clavus-

furche) sind deutlich pigmentiert. Bei kleineren Flügeln verblaßt zunächst Cu, dann auch R sowie A. Die Clavusfurche ist trotz des Fehlens von Pigment durch das von ihr erzeugte Flügelrelief (tiefes, geradliniges „Tal", das in eine Eindellung des Flügelhinterrands zieht, caudal der Clf hochgekippter Clavus) stets sehr deutlich markiert (nur beim kleinsten Flügel relativ schwach).

Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über verschiedene Flügelelemente: St = Stammader (R + M + Cu bzw. R + M), unterstrichene Aderbezeichnungen kennzeichnen pigmentierte Adern (— stark, - - schwach); nicht unterstrichene Adern sind als deutliche Falten ausgebildet; eingeklammerte Adern sind nur als schwache Falte erkennbar. Aderbenennung im Sinne von BÖRNER (modifiziert, s. S. 66). Konvexe Adern (in Sicht von dorsal erhaben) sind mit +, konkave (talartig eingesenkte) mit — gekennzeichnet.

Tabelle 2: Meßwerte und Aderung des Vorderflügels tertiärer Aleyrodina

Exemplar Nr.	Flügellänge in mm	Länge/Breite	sichtbare Adern (+ konvex, — konkav)					
1	1,5	2 : 1	St +	R +	M —	Cu +	Clf —	A +
5	1,4	2,4 : 1	St +	R +	M —	Cu +	Clf —	(A)
12	1,25	2,25 : 1	St +	(R) +	M —	(Cu) +	Clf —	
10	1,1	2,4 : 1	St +	(R) +	M —	Cu	Clf —	A +
3	0,9	1,9 : 1	St +		M —	(Cu?) +	Clf —	
8	0,9	1,9 : 1	St +	(R) +	M —		Clf —	
9	0,85	2,5 : 1	St +		M —		(Clf) —	

Über die Hinterflügel können nur einige Anmerkungen gemacht werden. Sie sind im allgemeinen kürzer als die zugehörigen Vorderflügel, ausnahmsweise aber gleich lang (Nr. 3); sie sind immer schmaler als die Vorderflügel und weisen nie den vollen Adersatz auf. Die Stammader ist immer deutlich pigmentiert, die Media nur bei den größeren Flügeln, der Cubitus nie.

Beine: Die Stellung der Coxen entspricht den für Aleyrodina normalen Verhältnissen: Vordercoxen mäßig groß, durch Zwischenraum voneinander getrennt (Nr. 1, 2, 3, 10, 11, 12), Mittelcoxen klein, aneinandergrenzend (Nr. 1, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12), Hintercoxen riesig, median zusammenstoßend (Nr. 1, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12). Trochanter gekrümmt (Nr. 1, 3, 7, 8, 12), Femora, vor allem fe_I keulenförmig erweitert (Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 12), Tibien stabförmig (Nr. 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12), Tarsen stabförmig, erstes Tarsenglied immer länger als zweites, besonders an den Hinterbeinen (Nr. 1, 2, 4, 5, 8, 9, 10, 11 — extrem bei Nr. 1: ta_1 doppelt so lang wie ta_2).

Feinmerkmale sind bei dieser Beobachtungsmethodik nur ausnahmsweise erkennbar: Borstenreihen auf ti_I (Nr. 1), ti_{II} (Nr. 1, 10, 12), ti_{III} (Nr. 1, 2, 4, 10); Klauen sind (Nr. 9, 10) in charakteristischer Weise vom Tarsusende abgesetzt; Empodium dick gestielt faustförmig (Nr. 1, mehrere Benie) oder ebenso lang, schmal und zugespitzt wie die Klauen (Nr. 9, 10; 2 ?).

ABDOMEN:

Der Abdomenstiel ist sehr deutlich ausgebildet (Nr. 1, 2, 3, 10). Die Tergite sind schmal rechteckig (Nr. 2, 5). Der an den Abdomenstiel angrenzende Sternit 2 ist groß. Weiter caudal beginnen — soweit erkennbar — die Wachsplatten. Beim ♂ (Nr. 3) treten sie als mattweiße scharf begrenzte Polster auf

vier mittleren Abdominalsegmenten normaler Größe links und rechts symmetrisch in Erscheinung. Sie lassen median einen schwarzen Streifen unbedeckt; die hintereinander liegenden Segmente grenzen unmittelbar aneinander. Beim ♀ (Nr. 10) sind in Lateralsicht zwei riesige Wachsplatten erkennbar. Sie sind als nahezu ebene Flächen mit scharfem, gleichmäßigen Rand von der etwas geschrumpften Oberfläche der davor liegenden Sternite und der darüber befindlichen Tergite abgesetzt. Zwischen den beiden Wachsplatten verläuft eine scharfe gerade Linie (Segmentgrenze). Jede der beiden Platten ist mehr als doppelt so groß wie ein normales Segment. Die Wachsplatten der ♂ und ♀ stimmen somit in Lage, Umriß und Größe mit den Verhältnissen bei rezenten Aleyrodina überein. Der Wachsplattenbereich ist von einer feinen weißen Trübung nebelartig überzogen, die an den caudalen Segmenten und den Tergiten fehlt.

Die Endsegmente weisen im ventralen Bereich Unterschiede auf: So können die drei letzten Segmente jeweils etwa gleich lang (auf der Körperlängsachse gemessen) sein wie die vorhergehenden (Nr. 2, 3, 4, 5) oder das erste ist schmal riemenförmig, nur $^1/_4$ so lang wie das folgende Segment (Nr. 1). Der für Aleyrodina-♀ typische Wulst am dorsalen Hinterende (TVIII—X nach Weber 1935) ist bei einem Exemplar (Nr. 12) deutlich erkennbar. Über den Analapparat ist ohne Anschleifen keine Aussage möglich.

Die Parameren sind horizontal orientiert (Nr. 1, 2, 4). [Die bei Nr. 3 nahezu vertikale Richtung kommt höchstwahrscheinlich sekundär zustande: Die Grenze der letzten Abdominalsegmente liegen verwinkelt, die dorsale Abdomenkontur ist hochgebogen, und auch die anderen an derselben Schichtgrenze liegenden Teile (Flügel) machen einen stark verdrehten Eindruck.] Die Parameren sind lang (Nr. 1, 2, 3, 4, 5); sie weisen median in der Mitte eine Auswölbung auf (Nr. 1) oder sind gerade (Nr. 2, 5) oder sanft geschwungen (Nr. 4). Ihr Ende ist scharf zugespitzt und nach innen (median) gebogen (Nr. 1, 2, 4). Der Aedeagus ist etwa $^4/_5$ so lang wie die Parameren (Nr. 1, 2); er ist nicht oder wenig nach dorsal gekrümmt (Nr. 1, 2); seine Basis ist kugelig oder weniger stark verdickt (Nr. 1, 2, 4).

Der Legeapparat ist klein, plump, mit winziger Spitze (Nr. 11, 12) und nach dorsal geklappt (Nr. 11, 12); bei Nr. 13 liegt der Legeapparat annähernd horizontal und ist länger zugespitzt.

E Vergleich der cretazischen Fossilien mit tertiären und rezenten Aleyrodina

I. Unterschiede

Die beiden Unterkreide-Fossilien weisen einige für Aleyrodina ganz und gar untypische Merkmalsausbildungen auf. Die Unterschiede sind zum Teil so groß, daß man bei isolierter Betrachtung einzelner Körperregionen zunächst eine ganz andere Gruppenzugehörigkeit vermuten würde: So würde jeder Kenner den in Abb. 17 dargestellten Kopf eher einer Zikade als einer Aleyrodide zusprechen, und die Parameren bzw. den Legeapparat eher einer Psyllide, den langen stark gegliederten Rüssel eher einer Blattlaus (s. Abschnitt F).

Im folgenden wird (nach Hennig 1969) unterschieden zwischen Aleyrodina (der Gesamtgruppe, deren Mitglieder mindestens eine charakteristische Synapomorphie aufweisen) und *Aleyrodina (derjenigen Teilgruppe, bei welcher der komplette, von

rezenten bekannte Satz von Synapomorphien geschlossen vorhanden ist; hierzu gehören die tertiären und rezenten Aleyrodina).

Die Kopfbreite stimmt mit der des Thorax überein, während sie bei *Aleyrodina nur 1/2 bis 3/4 erreicht.

Die Komplexaugen sind riesig und von sehr zahlreichen (über 200) gleichartigen Ommatidien gleichmäßig besetzt, während bei den rezenten und tertiären die Ommatidienzahl klein ist, und die Komplexaugen immer nur einen Teil des Kopfes bedecken: Am Augenhinterrand ist eine ommatidienlose Einbuchtung vorhanden, die sogar so groß sein kann, daß sie den dorsalen und den ventralen Bereich des Komplexauges voneinander trennt, und am ventralen Medianrand ist auch ein besonders markierter Bereich ommatidienlos.

Die mediane Ocelle ist bei den Kreidefossilien vorhanden, sie fehlt bei den rezenten und tertiären Aleyrodina (auch bei der großen *Udamoselis*).

Der Clypeus ist zumindest bei *Bernaea neocomica* allseitig abgegrenzt — bei rezenten und tertiären fehlt stets mindestens die mediane Grenze, so daß bisher der Bereich der Frons noch nicht klar abgegrenzt werden konnte.

Daß die Laminae maxillares und Laminae mandibulares voneinander erkennbar abgegrenzt und auch die Tentoriumöffnungen erkennbar sind (*Bernaea neocomica*), ist ebenfalls ungewöhnlich; üblicherweise ist die Kopfkapsel einheitlich sklerotisiert.

Die Antenne von *Bernaea neocomica* weist 8 Glieder auf (die von *Heidea cretacica* ist nach dem 6. Segment abgebrochen), alle rezenten höchstens 7, die tertiären wahrscheinlich nicht mehr als 7.

Der Rüssel ist lang, seine Spitze erreicht das Abdomen, einzelne Segmente sind deutlich voneinander abgegrenzt, während der Rüssel der tertiären und rezenten sehr kurz ist und nur bis zu den Coxen reicht, die Segmente sind undeutlicher abgegrenzt.

Die Parameren des Unterkreide-Männchens (*Heidea cretacica*) sind vertikal angeordnet — im Gegensatz zu den tertiären und rezenten Aleyrodina-Männchen, bei denen sie horizontal stehen.

Der Legeapparat des Unterkreide-Weibchens (*Bernaea neocomica*) fällt durch seine ungewöhnliche Größe und die horizontale Orientierung auf. Bei tertiären und rezenten Aleyrodina-Weibchen ist der Legeapparat winzig, und er ist in die Vertikale geklappt.

Wachsplatten fehlen bei den beiden Kreidefossilien; die bei den tertiären ♂ bzw. ♀ beobachteten gleichen in jeder Hinsicht der Ausbildung bei rezenten ♂ bzw. ♀.

II. Übereinstimmungen

Übereinstimmungen beziehen sich auf die charakteristischen Merkmale der Gesamtgruppe Aleyrodina, auf Merkmale, die auch bei Nachbargruppen vorliegen und gleichartige Variationsbreiten mancher Merkmale innerhalb jeder der hier verglichenen (cretazischen, tertiären, rezenten) Gruppen.

Die Körper- und Flügellängen der cretazischen und tertiären Aleyrodina liegen wie die der meisten rezenten in der Größenordnung 1 mm. — Die Lage (Stellung) des Kopfes ist bei allen diesen Gruppen gleicherweise

schräg — bewirkt durch die Vorkippung des Pronotumvorderrandes. — Das 1. Antennenglied kann einmal oder mehrfach so lang sein wie das folgende (cretazische, rezente; tertiäre?); entsprechende Verhältnisse sind auch von Aphidina und Psyllina bekannt (PESSON 1951 in GRASSÉ, fig. 1374 A, D; fig. 1398 A, C). — Die Ringelung der Antennenglieder ist innerhalb der cretazischen bzw. rezenten (tertiären?) unterschiedlich; dasselbe gilt z. B. für Aphidina. — Der Bau der Mundwerkzeuge, d. h. der Einschluß der zu Stechborsten umgebildeten Mundwerkzeuge in das Labium, stimmt bei allen Aleyrodina mit dem typischen Hemipterenrüssel überein.

Das Pronotum ist bei allen Aleyrodina als Kragen ausgebildet, der dorsal nach vorn gekippt ist. Einzelheiten wie der unterschiedliche Grad des Vorspringens des Vorderrandes (mit entsprechend veränderter Oberflächenform des Vertex) variieren sowohl innerhalb der Kreidefossilien wie der tertiären und auch bei rezenten (cf. PESSON 1951 in GRASSÉ, fig. 1383 A, 1384 B). — Der Mesothorax zeigt ebenfalls gleichartige Variationsbreite (cretazische, tertiäre, rezente) in Bezug auf Größe und Form der Skleritelemente.

Der Flügelumriß, sein Längen-/Breiten-Verhältnis und die Randkrümmung variiert innerhalb der cretazischen, der tertiären und der rezenten auf Artniveau (?), doch ist, von wenigen Ausnahmefällen bei extrem kleinen und extrem großen rezenten abgesehen, die für Aleyrodina und Psyllina typische oval-elliptische Form übereinstimmend vorhanden. Die Flügeladerung stimmt im Prinzip bei cretazischen, tertiären und rezenten Aleyrodina überein. Einzelheiten der Deutlichkeit der Adern und Feinheiten ihres Verlaufs variieren im Bereich niedriger systematischer Einheiten in all diesen Gruppen. — Die Flügelrandstrukturen, börstchentragende Höcker etc. sind ebenfalls in jeder Gruppe der fossilen bzw. rezenten auf niederem systematischen Niveau unterschiedlich. — Für die Flügelskulptur, Punktierung bzw. Microtrichienbesatz der Flügelmembran gilt das Entsprechende (tertiär?).

Die Beingliederung ist bei cretazischen, tertiären und rezenten gleich. Das gilt für die Lage (Ansatz), Abstand und Größe der Coxen — die im Prinzip mit den Psyllina übereinstimmen — wie für die Zahl der Tarsenglieder, welche mit der primären Gliederzahl aller Sternorrhyncha identisch ist. — Die Beinbeborstung ist bei allen Aleyrodina-Gruppen durch den Besitz von Längsreihen „Starrer Borsten" charakterisiert (die innerhalb der Sternorrhyncha für Aleyrodina charakteristisch sein dürften); Unterschiede auf Artniveau sind in allen Gruppen zu beobachten.

Der Abdomenstiel ist in allen Gruppen deutlich und übereinstimmend einschließlich Größe und Form der anschließenden Segmente; ebenso die undifferenzierte Form der mittleren Tergite, der charakteristische Bauplan des Analapparats (tertiäre?), das Vorhandensein des dorsocaudalen „Wulsts" (TVIII bis X) der Weibchen und der freiliegende, einfach röhrenförmige Aedeagus.

F Die Analyse der Verwandtschaftsbeziehungen

I. Die Betrachtungsweise der „missing links"

Diese mesozoischen Fossilien weisen einen Körperbau auf, der in mehreren Punkten vom Bauplan rezenter Mottenläuse abweicht. So könnte es — bei relativ grober Betrachtung — scheinen, daß die Tiere den Kopf einer Zikade, das

Hinterende eines Blattflohs und den Rüssel einer Blattlaus aufweisen, während die übrigen Merkmale den Mottenläusen entsprechen. In früheren Zeiten hätte man sie wohl als „missing link" betrachtet und mit seiner Hilfe die Zusammengehörigkeit der genannten Gruppen zu einer verwandtschaftlichen Einheit sowie (je nach dem Grad der Ähnlichkeit, d. h. Zahl der übereinstimmenden Merkmale) die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gruppen untereinander zu beweisen versucht.

Ein solches Vorgehen ist aber überholt, obwohl die Denkweise mit „missing links" noch weit verbreitet und wohl für die Ansicht, Phylogeniestudien könnten nicht ohne Fossilien betrieben werden, verantwortlich ist. Man erhält aber damit nur eine ungefähre Ahnung, in welche „Gegend" des Stammbaums diese Gruppen gehören, aber keinen Nachweis über den Umfang der Gesamtgruppe und die Verwandtschaftsbeziehungen ihrer Teilgruppen untereinander. In dem genannten Beispiel ist nicht erkennbar, daß auch die Schildläuse zu dieser Verwandtschaftsgruppe gehören, und die Ermittlung der engsten Beziehungen dieser Fossilien zu einer der genannten Gruppen mit Hilfe der Zahl übereinstimmender Merkmale birgt die Gefahr eines willkürlichen Ergebnisses in sich (siehe unten).

Die „übereinstimmenden Merkmale" müssen im Sinne HENNIG's auf ihren Merkmalscharakter untersucht werden, um eine Rekonstruktion der G e n e s e der Merkmalskomplexe und damit ein Erkennen der Verwandtschaftsbeziehungen (d. h. Abgrenzung der Gesamtgruppe und Beziehungen ihrer Teilgruppen) zu ermöglichen.

Ebenso wie bei dem berühmten „missing link" zwischen „Reptilien" und Vögeln, *Archaeopteryx*, der Charakter der übereinstimmenden Merkmale erkannt werden kann, ist dies auch bei Insekten möglich. Bei *Archaeopteryx* ist etwa der Besitz der reichen gleichartigen Bezahnung und der gegliederten Schwanzwirbelsäule mit Reptilien übereinstimmend und plesiomorph[6]), während das gemeinsame Vorhandensein der speziellen Umbildung der Reptilienschuppe (Feder) und der zum Tarsometatarsus in charakteristischer Weise verschmolzene Bein-Röhrenknochen etc. Synapomorphien von *Archaeopteryx* und rezenten Vögeln darstellen. Bei — angenommen — gleicher Anzahl „übereinstimmender Merkmale" zwischen *Archaeopteryx* und Reptilien einerseits bzw. *Archaeopteryx* und Vögeln andererseits steht *Archaeopteryx* den rezenten Vögeln näher, ist also in cladistischem Sinne enger mit ihnen verwandt als mit Reptilien. Dies gilt selbst dann, wenn *Archaeopteryx* eine größere Zahl übereinstimmender (symplesiomorpher) Merkmale mit Reptilien aufwiese als er mit Vögeln (synapomorphe) gemeinsam hat.

Hier setzt die Kritik an den Bemühungen der „Phaenetik" an, die Verwandtschaftsverhältnisse nach der „Gesamtähnlichkeit", ermittelt aus der Zahl der übereinstimmenden Merkmale (als Prozentsatz der Ähnlichkeitsgrade) zu errechnen.

II. Numerische Taxonomie (Phaenetik, Phenetics)

In der folgenden kritischen Übersicht über diese Methode wird vor allem auf die lehrbuchartige Darstellung von SOKAL & SNEATH (1963) Bezug genommen; die

[6]) Hier wird schon auf das erst weiter unten näher ausgeführte HENNIGsche Prinzip der Verwandtschaftsforschung Bezug genommen. Es geht davon aus, daß es Merkmale gibt, deren abgeleiteter Charakter nachgewiesen werden kann; diese Merkmale sind (wenn konvergente Entstehung ausgeschlossen werden kann) apomorph, entweder für 1 Taxon (Autapomorphien) oder für mehrere Taxa (Synapomorphien). Synapomorphien stellen also gemeinsame, von einem gemeinsamen Vorfahren übernommene Merkmale dar und bedeuten somit Entstehung dieser Taxa aus einer gemeinsamen Wurzel (Stammart). So charakterisierte Taxa gelten als nähest verwandt.

dort angegebenen Elemente werden auch in neuerer Zeit ebenso verwendet (cf. Arbeiten in der Zeitschrift „Systematic Zoology").

Das Hauptziel der numerischen Arbeitsmethodik ist die rechnerische Ermittlung der Gesamtähnlichkeit zwischen einer ausgewählten Serie von Taxa zu verschiedenen Zwecken, wovon einer die Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse ist. Die Grundvoraussetzung hierfür ist die Annahme, daß die Gesamtähnlichkeit dem Verwandtschaftsgrad entspricht. Als Begründung für diese Gleichsetzung dient nur der Glaube, daß dieser Annahme eine gewisse Wahrscheinlichkeit zukommt (l. c.: 97, 102, 227).

Die genannten Autoren sind (nur an manchen Stellen ihres Buches) der Meinung, daß eine phylogenetische Aussage nicht mit den rezenten Formen allein, sondern nur unter Zuhilfenahme der Fossilien möglich sei (l. c. 227).

Dem ist aber entgegenzuhalten, daß — gerade die Phaenetik — notwendigerweise sehr großen Wert auf „Vollzähligkeit" der Merkmale der „Holomorphe" legt, daß die Forderung der Einbeziehung von Fossilien also gerade für die Phaenetik nicht erfüllt werden kann, da die immer relativ merkmalsärmeren Fossilien die Zahl der vergleichbaren und in die Rechnung eingehenden Merkmalspaare unter den für die phaenetische Methode geforderten Wert senken. Vor allem aber ist nicht einzusehen, warum dieselbe phaenetische Methode des Ähnlichkeitsvergleichs, bei rezenten Formen angewendet, als ungeeignet erklärt wird und den weit ungünstiger vergleichbaren Fossilien eine bessere Aussagekraft zugesprochen wird.

Tatsächlich erscheint mir die phaenetische Methode für die Erzielung eindeutiger phylogenetischer Aussage ungeeignet, und zwar sowohl bei der Verwendung rezenter als auch fossiler Taxa.

Die Bedenken richten sich gegen zahlreiche Schritte auf dem Weg zur Ermittlung der „Gesamtähnlichkeitswerte" und gegen die vieldeutige Darstellbarkeit dieser Ähnlichkeitswerte. Nur einige Beispiele seien herausgegriffen.

Bereits an der Basis der phaenetischen Untersuchung, z. B. bei der Auswahl und Definition der verwendeten Merkmale (unit attributes) und ihrer Zustände, treten willkürliche Elemente in die Rechengrundlagen ein, obwohl die Phaenetik alle Merkmale gleichwertig behandeln will und z. B. eine Merkmalsbewertung nach konvergent, ursprünglich etc. ablehnt. Abgesehen davon, daß trotzdem ein Teil der Merkmale von vornherein weggelassen wird (inadmissible characters, z. B. „meaningless characters: each case must be treated on its merits" — l. c.: 66), ist die Definition der Merkmalseinheit (d. h. der Vergleichsgrundlage!) subjektiv. Es wird zugegeben, daß sich die Definition der Merkmalseinheit mit dem Beobachtungsmaßstab ändert (l. c.: 63). Daraus resultiert aber ein verschiedener Grad von Ähnlichkeit, je nach der Beobachtungsgenauigkeit. Die Angabe „Femur beborstet" wird eine andere Gruppe „übereinstimmender" Taxa und damit andere Ähnlichkeitswerte ergeben als der Vergleich nach Auflösung dieser Femurbeborstung in bestimmte Borstengruppen, -reihen, -typen.

Die Frage, in welcher Genauigkeit und Trennschärfe die Beobachtungen angestellt und verschlüsselt werden sollen, beeinflußt auch die Ähnlichkeitsergebnisse bei der Beurteilung von Längen. Liegen z. B. bei 3 Taxa Beingliedlängen von je 30, 40 oder 100 Einheiten vor, so ergeben sich — trotz der konstanten Differenz von 40—30 = 10 zwischen den Taxa 1 und 2 — Differenzen der Ähnlichkeitswerte bis 50 % je nach der Aufgliederung des Merkmals Länge in 2, 3, 10 oder 100 Einheiten (2, 3, 10,

100 — state character). Diese verschiedenen Ergebnisse (die überdies leicht von nichtssagenden Zufälligkeiten beeinflußt werden) gehen in die Errechnung der Gesamtähnlichkeit ebenso ein wie die Ähnlichkeitsabschätzung wirklich aussagekräftiger Merkmale (Synapomorphien). Daher können Übereinstimmungen bei Symplesiomorphien, Konvergenzen und bloßen Zufälligkeiten der intraspezifischen Variation etc. ohne weiteres die Aussagen von Synapomorphien überdecken. Da die Entscheidung, welche Elemente der Morphologie und Anatomie als Merkmalseinheit erklärt und in wieviele Stufen die Ähnlichkeitsdifferenz gegliedert werden sollen, subjektiv ist (Sokal & Sneath empfehlen z. B. für manche Zwecke logarithmische Abstufungen), kann schon aus diesen Gründen ein erklärtes Ziel der Phaenetik, die Objektivität und Wiederholbarkeit der Ergebnisse, nicht erreicht werden.

Selbst dann, wenn die Ähnlichkeitswerte in einer festen Matrix festliegen, wird das Gesamtergebnis, die Darstellung der Gesamtähnlichkeiten, keineswegs automatisch eindeutig (wie man dies wegen der Verwendung von Rechenautomaten vermuten könnte), sondern es kann auch auf diesem Wege noch zu prinzipiell verschiedenen Ergebnissen kommen. Verantwortlich hierfür sind erstens die Auswahl des Rechenverfahrens (simple linkage, complete linkage, average linkage, weighted/unweighted pair group, variable group method etc.) und zweitens die Auswahl der untersuchten Taxa. Die einfach aussehenden phaenetischen Dendrogramme lassen leicht vergessen, daß sie nur Mittelwerte aus Ähnlichkeitswerten darstellen, daß aber z. B. ein Taxon F zu den Taxa A bis E Werte von − 0,095 bis − 0,338 aufweist (EF = − 0,095; BF = − 0,100; DF = − 0,201; CF = − 0,213; AF = − 0,338 in einem Beispiel aus Sokal & Sneath 1963). Die Art der Mittelwertberechnung (s. o.) hat direkten Einfluß auf das Dendrogramm, d. h. auf die hieraus zu erschließenden „Verwandtschaftsbeziehungen".

Tatsächlich errechnen Sokal & Sneath (l. c.: fig. A—1, A—2) selbst aus denselben Ausgangsdaten (Korrelationskoeffizienten der Table A—14, A—15) zwei prinzipiell verschiedene Dendrogramme: im einen erscheint F ganz eindeutig zu B + D zu gehören (und mit A, C, E nichts zu tun zu haben), und im anderen ist F mit derselben scheinbaren Eindeutigkeit der Gruppe (A + C) + E zugeordnet (und von B, D eindeutig entfernt). Die Behauptung, die Numerische Taxonomie liefere phylogenetische Aussagen, speziell auch cladistische Nachweise monophyletischer Gruppen (l. c.: 49, 97, 102, 223, 228, etc.) ist daher unglaubwürdig.

Bestärkt wird diese Ansicht durch die Tatsache, daß die Auswahl der untersuchten Taxa entscheidend wichtig für das Verzweigungsschema des phaenetischen Cladogramms ist: Verändert man das bisher diskutierte Beispiel der Taxa A bis F, indem man nur die Taxa C, D, E, F in die Untersuchung einbezieht, so gehört F zu E + C (nicht, wie aus dem Dendrogramm der fig. A—1 (l. c.) zu erwarten wäre, zu D). Aus dieser Sicht ist es verständlich, daß Sokal & Snaeth (l. c.: 215) es für „quite important" halten, v o r Beginn einer Numerischen Studie für Vollständigkeit der zu untersuchenden Gruppe zu sorgen, da das phaenetische Ergebnis und damit die Grundlage für phylogenetische Aussagen bei nachträglichem Einfügen weiterer Taxa „would inevitably be changed to some degree" (l. c.: 214). Die Numerische Taxonomie ist somit gegenüber der Hennig'schen Methodik sehr im Nachteil, denn bei dieser bewirkt ein zusätzliches Einfügen von Taxa keine prinzipiellen Änderungen in der Aussage über die Verwandtschaftsbeziehungen. Im übrigen kann man hier den Vorwurf (den zumindest der Phaenetiker Colless (1967) dem Hennig'schen

Prinzip der Verwandtschaftsforschung machte), an die Phaenetik zurückgeben; nämlich den Vorwurf des Zirkelschlusses in Bezug auf die Verwendung eines „vorgegebenen" (unsicheren) Systems als notwendige Hilfestellung für die Aufklärung der Verwandtschaftsbeziehungen. Die Numerische Taxonomie will ja gerade „objektiv" die Ähnlichkeits- und Verwandtschaftsbeziehungen neu aufstellen — und ist dabei in geradezu erschreckendem Maße auf die (als intuitiv verdächtigte) Vorleistung angewiesen.

Der Numerischen Taxonomie kann aus den angeführten Gründen (und weiteren, die hier zu weit führen würden) nicht bescheinigt werden, daß sie ihre Ziele „repeatability", „objectivity", „classificatory stable groups" erreicht, noch, daß ihre Ergebnisse begründete phylogenetische Aufschlüsse zulassen.

Abschließend seien noch SOKAL & SNEATH selbst (l. c.: 49) zitiert: „The term" (Numerische Taxonomie) „may include the drawing of phylogenetic inferences from the data by statistical or other mathematical methods to the extent to which this should prove possible".

III. Phylogenetische Systematik im Sinne von HENNIG

Die phylogenetische Systematik im Sinne von HENNIG faßt die rezenten Organismen als Ergebnis eines einmaligen Evolutionsprozesses auf und hält es daher für möglich, diese Verwandtschaftsverhältnisse in Art eines (mit ausgewählten Merkmalen begründeten) Verzweigungsschemas darzustellen. In diesem Zusammenhang liegt die Hauptbedeutung des Evolutionsprozesses in der Genese der Organismenmannigfaltigkeit. HENNIG versucht diese Genese zu rekonstruieren, wobei nicht die Ermittlung der endgültigen „Gesamtähnlichkeit" das Ziel ist, sondern die Rekonstruktion der Reihenfolge der Merkmalsbildung (und -umbildung).

1. Die mit rezenten Formen erzielbaren Aussagen

Entscheidend wichtig für die Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse ist also die Verzweigungsfolge des zu entwickelnden „Stammbaums", d. h. die Ermittlung der zu jeder Verzweigung gehörigen Gruppen und des (relativen) Zeitpunkts der Verzweigung. Demgegenüber spielt das Erkennen der Gesamt-Entwicklungshöhe (Evolutions- oder Entwicklungsindex; Anagenese im Sinne von WAGNER) nur eine weitaus untergeordnete Rolle, da diese über die Verwandtschaftsbeziehungen, d. h. Reihenfolge und Zeitpunkt der Genese der verschiedenen Gruppen nichts aussagt. (Es ist aber möglich, nach Abschluß der Phylogenese-Untersuchung die „Gesamtentwicklungshöhe" jedes Taxons zu ermitteln.)

Die phylogenetische Arbeitsrichtung bedient sich der von HENNIG (1950, 1953, 1957, 1966, 1969 u. a.) entwickelten Methodik, nämlich der Ermittlung und Verwendung ausschließlich synapomorpher Merkmale, d. h. solcher Merkmale, für die plesiomorpher und konvergenter Charakter ausgeschlossen werden kann. Eine solche Entscheidung ist in vielen Fällen eindeutig möglich, indem einerseits für gemeinsam vorhandene strukturreiche homologe Sonderbildungen differenzierter Funktion der synapomorphe Charakter wahrscheinlich ist, während man andererseits aus zahlreichen Beispielen eine Reihe von Merkmalen kennt, die (z. B. im Zusammenhang mit extremer Lebensweise) „anfällig" für konvergente Umbildung (häufige Reduktionen) sind; wieder andere Merkmale sind so einfach (strukturarm) gebaut, daß entweder ihre Identität in verschiedenen Gruppen nicht sicher nachweisbar ist, oder

ihr gleichartiger Bau vielfach konvergent entstanden sein kann (Merkmale mit geringer Aussagekraft).

Mit dieser groben Kennzeichnung von Merkmalscharakteren mag angedeutet sein, wie ein „Stammbaum" z. B. der Insekten aufgebaut werden kann: Diese seien etwa definiert durch die sonst im Organismenreich nicht vorhandenen komplexen Baupläne von „Thorax" (mit charakteristischen Extremitäten) und „Abdomen" (mit den auf Segment 8 + 9 beschränkten Gonopoden). Die sonst nirgends vorhandenen Merkmalskomplexe „Flügelpaar am Meso- und Metathorax", „2 Embryonalhüllen charakteristischer Bauart", „Gonopoden des ♀ Abdominalsternits ohne Stylus" charakterisieren die Pterygota (Hennig 1968, 3. Aufl.). Innerhalb dieser Gruppe ermöglichen weitere strukturreiche Sonderbildungen, z. B. der Rüsselbau der Schmetterlinge oder die Gestaltung der Mundwerkzeuge der Rhynchota das Auffinden weiterer Sammelgruppen.

Auf diese Weise entsteht ein Gerüst, welches immer feiner gegliedert werden kann. Gleichzeitig werden nach dem Rückkopplungs-Prinzip der „wechselseitigen Erhellung" neue Einblicke zur Beurteilung der Merkmale, auch der „zerstreut" (isoliert in verschiedenen Gruppen) in Erscheinung tretenden, gewonnen. In jedem Fall sind umfassende Vergleiche auch außerhalb der speziell untersuchten Taxa nötig. (Diesbezügliche Literatur ist unter anderem bei Schlee 1969 e zusammengestellt; besonders hingewiesen sei auf die umfangreiche neue Studie von Zwick, im Druck).

Diese nach der Phylogenese orientierte Verwandtschaftsforschung kann unter ausschließlicher Berücksichtigung der rezenten Formen erfolgen. Man erzielt damit eine „cladistische" Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen. Hierbei sind die Verwandtschaftsgrade der Taxa einschließlich der Abfolge der Merkmalsentstehung (bzw. -änderung) innerhalb jeden Stammbaumastes erkannt und damit der wichtigste Teil der Genese.

a) Die Aussage eines Synapomorphieschemas: Ein „Argumentationsschema der phylogenetischen Systematik" (Hennig), das hier mit der Kurzbezeichnung „Synapomorphie-Schema" belegt werden soll, enthält als Begründung für die behauptete Verzweigungsfolge an der Basis jeder Verzweigung bzw. jeden Astes (mindestens) eine Synapomorphie. Diese ist durch schwarze Punkte repräsentiert. Die plesiomorphe Alternative dieses Merkmals wird beim nächstverwandten Ast als heller Kreis eingetragen (sie kommt zwar im allgemeinen auch bei entfernter verwandten Gruppen vor und wird dort auch untersucht, aber wegen eben dieses plesiomorphen Charakters und dessen fehlender Aussagekraft für die Festlegung der engsten Verwandtschaft dort im Synapomorphieschema nicht eingetragen). Sind alle Gruppen von Taxa, die durch abgeleitete Merkmale (für die Konvergenz ausgeschlossen werden kann) — also durch Synapomorphien — als engst zusammengehörig erkannt, in dieser Weise zu einem Synapomorphieschema formiert, so ist gleichzeitig die relative Abfolge der Merkmals- und Gruppenentstehung je Ast dargestellt. Die Ordinate ist eine relative Zeitachse und gilt jeweils nur innerhalb eines Astes. Der Abstand der Gabelpunkte ist zeichnerisch durch die Anzahl der einzutragenden Synapomorphien bedingt.

Im Beispiel der Abb. 27 ist also durch Synapomorphien erkannt, daß die (durch Merkmal 0 als zusammengehörig erwiesenen) Taxa A bis E zwei jeweils monophyletische Teilgruppen (A + B + C bzw. D + E) bilden, und ebenso die weitere Genese innerhalb dieser Gruppen. Die zeitliche Abfolge der Entstehung der Merk-

male (es seien nur einige genannt) in der Reihenfolge: erstens a, zweitens b ist ebenso erwiesen wie im anderen Ast erstens α, zweitens Merkmalgruppe β (β, β', β'', welche ganz verschiedene Merkmale — nicht etwa verschiedene Zustände eines Merkmals — repräsentieren; cf. Abb. 28, 29), drittens γ.

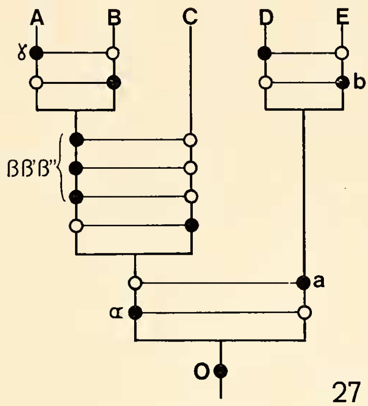


Abb. 27. Synapomorphieschema mit relativer Zeitachse, wie es an rezenten Formen erarbeitet werden kann. Näheste Verwandte (Schwestergruppen) sind: A und B; (A + B) und C; D und E; (A + B + C) und (D + E).

b) Mit dem Synapomorphieschema nicht behauptete Aussagen: Bei Betrachtung eines fertigen Synapomorphieschemas können sich einige Auslegungsfehler ergeben, wenn man es zu formal (und nicht im Sinne von HENNIG's Prinzip der Verwandtschaftsforschung) deutet; daher soll noch auf einige Gesichtspunkte der HENNIGschen Betrachtungsweise hingewiesen werden: Die Abstände der Taxa in der Horizontalen werden nicht zu zusätzlichen Aussagen benutzt. Die Stellung des Taxon C (in Abb. 27) zwischen B und D bedeutet keinerlei Aussage über den Verwandtschaftsgrad zu diesen Taxa; C könnte ebenso korrekt auf die andere Seite seiner Schwestergruppe A + B, also neben A gezeichnet werden. Taxon E (Abb. 27) ist nicht entfernter mit A + B verwandt als D. — Stammbäume, die nur durch Symmetrie verschieden sind, besagen dasselbe: So ist z. B. eine Gruppierung (A + B) + C / D identisch mit D / (A + B) + C.

Bei Synapomorphieschemata ohne Fossilienberücksichtigung besagt der (zeichnerisch bedingte) Abstand der Gabelpunkte in der Vertikalen nichts über den absoluten (!) zeitlichen Abstand ihrer Entstehung. (Auch indirekt kann die Zahl der angegebenen Synapomorphien kein verläßliches Maß für die zu ihrer Entstehung notwendige Zeit sein, da sicherlich noch nicht alle morphologischen und anatomischen Synapomorphien entdeckt sind — von den Komplikationen durch unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeiten ganz abgesehen.) Daher ist auch der Zeitvergleich zwischen verschiedenen Stammbaumästen nicht zulässig. Die Abb. 27 will nicht besagen, daß die Merkmale b und γ etwa gleichzeitig entstanden; b könnte auch zeitgleich mit β (aber nicht mit α oder O!) entwickelt worden sein.

2. Die ergänzenden Aussagen von Fossilien

Diese zeitliche Koordinierung verschiedener Stammbaumäste ist mit datierten Fossilien schrittweise möglich (wenn ein an rezenten Formen erarbeitetes Synapo-

morphieschema vorliegt). Das Alter e i n e s in das Synapomorphieschema (z. B. Abb. 27) eingeordneten Fossils X (z. B. mit den Synapomorphien o, α, β) gibt eine punktförmige Datierung (Zeit T1) eines Astes; eine Aussage über die Entstehungszeit des in einem anderen Ast auftretenden Merkmals b wird dadurch nicht erlaubt. — M e h r e r e gleichaltrige Fossilien aus verschiedenen Stammbaumästen erlauben eine Synchronisierung der Äste: Ein zusätzliches, mit X gleichaltriges Fossil Y (das z. B. die Synapomorphien O, a aufweist) besagt, daß im Ast der Taxa D, E (Abb. 28—29) nur a als einzige (erkannte) Synapomorphie nachweisbar vor der Zeit T1 entstand. Falls das Fossil Y nicht nur die Synapomorphien o und a, sondern auch b aufweist, ergibt sich die Einordnung der Abb. 29. Y ist dann mit E am nähesten verwandt, D ist also die Schwestergruppe von E + Y. (Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß für E und Y auch noch mindestens 1 Autapomorphie nachgewiesen werden muß, damit ersichtlich ist, daß E und Y nicht identisch sind.)

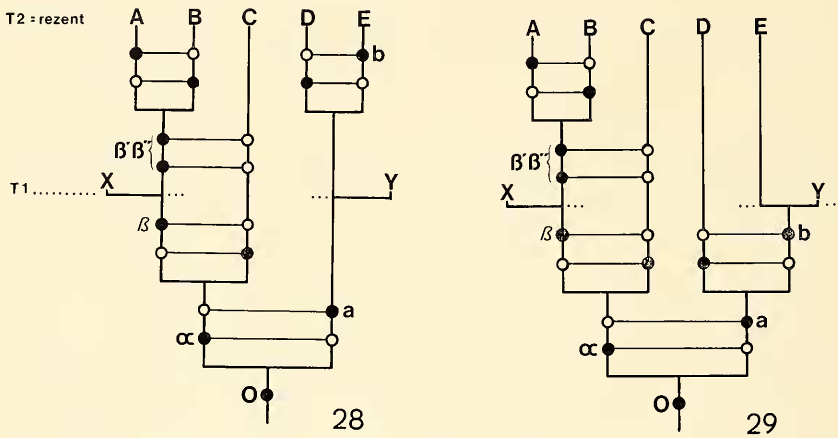


Abb. 28, 29. Synapomorphieschema mit angenähert absoluter Zeitachse, ermöglicht durch zwei gleichaltrige Fossilien X und Y, die verschiedenen Stammbaumästen angehören. Eingruppierung von Y, wenn dieses Fossil die Synapomorphien o und a aufweist (Abb. 28), bzw. wenn es o, a und b enthält (Abb. 29).

Die Fossilien X und Y zeigen ebenso, welche von den erkannten Synapomorphien nach dem Zeitpunkt T1 entstanden.

Ein weiterer Nutzen der Fossilien besteht darin, daß sie es unter Umständen ermöglichen, die Reihenfolge der Entstehung von Merkmalssyndromen (bei rezenten Gruppen einheitlich vorhandene Gruppe von Synapomorphien) zu erkennen. Während z. B. in Abb. 27 das Syndrom β, eine bei den rezenten Taxa A und B stets im Verband auftretende Gruppe von 3 verschiedenen Merkmalen (β, β', β'') in Bezug auf die Reihenfolge ihrer Entstehung nicht aufgelöst werden konnten, ist es durch das Fossil X (Abb. 28) möglich, denn es hat außer O und α eines der Merkmale (β) des Syndroms, während es die anderen Synapomorphien (β', β'') (noch) nicht aufweist. Dies wird weiter unten am konkreten Beispiel der Kreide-Aleyrodina näher erläutert.

IV. Zusammenfassung

Entgegen einer verbreiteten Meinung tragen Fossilien nur relativ wenig zur Aufklärung der Phylogenese bei. Ihre — im Vergleich mit rezenten Organismen — ge-

ringe Anzahl von erhaltenen Merkmalen (im günstigsten Fall sind alle morphologischen und einzelne anatomische Merkmale erhalten) erlaubt dementsprechend nur eine reduzierte Merkmalsanalyse. Die Merkmalsanalyse erfolgt daher am besten zuerst an rezenten Organismen: Mit HENNIGS Prinzip der Verwandtschaftsforschung ist eine Methodik gegeben, welche auf der Basis gemeinsam abgeleiteter Merkmale die Verwandtschaftsbeziehungen der Taxa inclusive der relativen Reihenfolge der Entstehung der abgeleiteten Merkmale ermittelt. Da diese Art der Phylogenetik das Erkennen „gemeinsam abgeleiteter", von einem gemeinsamen Vorfahren übernommenen Merkmale (Synapomorphien) als methodisches Ziel hat, ist das Ergebnis unmittelbar die Darstellung der Phylo-Genese.

Demgegenüber erarbeitet die Numerische Taxonomie (Phaenetik) beliebig viele beliebige Klassifikationen. Der Wahrscheinlichkeitsgrad für die Richtigkeit phaenetisch errechneter Verwandtschaftsdiagramme ist nicht zu ermitteln. Die Methode der Gesamtähnlichkeitsermittlung ist für manche Zwecke sinnvoll, aber für die Rekonstruktion der Phylogenese nicht geeignet.

Fossilien können nach Merkmalsanalyse im HENNIGschen Sinne in derselben Weise wie zusätzliche rezente Taxa in das an rezenten gewonnene Synapomorphieschema eingeordnet werden und ermöglichen eine Erweiterung der Kenntnis: 1. Sie legen den Zeitpunkt fest, zu dem die apomorphen Merkmale des Fossils spätestens entstanden waren und erweisen die anderen Apomorphien des betreffenden Stammbaumastes als jünger. 2. Sie können erkennen lassen, in welcher Reihenfolge die Merkmale eines Merkmalssyndroms rezenter Gruppen entstanden sind. 3. Mehrere gleichaltrige Fossilien ermöglichen die koordinierende Synchronisierung verschiedener Stammbaumäste. 4. Die durch Fossilien mögliche Datierung einzelner Stammbaumabschnitte ermöglicht eine Zeitangabe für die Schwestergruppe [7]), deren gleichzeitige Existenz indirekt aus dem Synapomorphieschema erschlossen werden kann.

G Die Verwandtschaftsbeziehungen der beiden Kreidefossilien

I. Die systematische Stellung von *Heidea* und *Bernaea* innerhalb der Hemiptera

Die Zugehörigkeit der beiden Kreidefossilien zu den Hemiptera ist durch die vorhandenen jeweils charakteristischen abgeleiteten Merkmale der Hexapoda, Ectotropha, Pterygota, Parametabola, Condylognatha und Hemiptera — wie bei HENNIG (1968, 3. Aufl.; p. 91—123) definiert — nachweisbar. Innerhalb der Hemiptera kann die Zugehörigkeit dieser Fossilien zu Heteroptera oder Coleorrhyncha ausgeschlossen werden, da ihnen deren Apomorphien fehlen (cf. SCHLEE 1969 c).

Innerhalb der verbleibenden Restgruppe „Homoptera" sind die Fossilien den Sternorrhyncha zuzuordnen: Die Apomorphien der Sternorrhyncha sind vorhanden, von den vier für die Sternorrhyncha charakteristischen Merkmalen (SCHLEE 1969 b: 9) sind zwei bei dem Fossil sichtbar, nämlich die Verlagerung der Rüsselbasis nach caudal und die Reduktion der Tarsengliederzahl auf 2, während die Apomorphie der Auchenorrhyncha (Pronotum bedeckt Mesonotum) fehlt.

Die vier Teilgruppen der Sternorrhyncha gliedern sich in zwei Paar Schwestergruppen, Psylliformes bzw. Aphidiformes (SCHLEE 1969 a, b). Diese Fossilien gehören

[7]) Welches Taxon die Schwestergruppe darstellt, muß natürlich vorher auf andere Weise ermittelt werden.

zu den Psylliformes, da sie in den Apomorphien der Hintercoxen und der Abdomenbasis mit diesen übereinstimmen (während natürlich die anatomisch-histologischen Merkmale der Psylliformes nicht erkennbar sind). Demgegenüber zeigen diese Fossilien keine der Apomorphien der Aphidiformes (5 der 16 entscheidenden Merkmale können bei den Fossilien beobachtet werden und erweisen sich hierbei als plesiomorphe Merkmalsalternative).

Somit sind *Heidea* und *Bernaea* als Mitglieder der Psylliformes (Psyllina + Aleyrodina) erkannt. Die weitere Zuordnung wird ebenfalls durch Synapomorphien möglich, da die Charakterisierung der Psyllina und der Aleyrodina vorliegt. Mit den Psyllina haben diese Fossilien keine apomorphen Merkmale gemeinsam (der Rüssel besteht nicht aus zwei dorsoventral stehenden Gliedern und einem um 130° abgewinkelten membranösen dritten Glied (Weber 1929: 89); die Metacoxen weisen keine Chitinspangen und -zapfen auf; der Aedeagus enthält kein massiv chitinisiertes Gelenk und keine differenzierte Endzone).

Mit den Aleyrodina haben diese Fossilien einige apomorphe und einige weitere Merkmale, deren Charakter schwer deutbar ist, gemeinsam: die Stellung des Kopfes, die in charakteristischer Weise reduzierte Flügeladerung, die Reduktion der Sternitsklerotisierung, die Reduktion der Abdominalstigmen auf (wahrscheinlich) zwei, der unter den Insekten einmalige Doppelklappen-Analapparat — alle apomorph —, sowie das Fehlen des hakenförmigen Flügelkopplungsmechanismus in der Flügelmitte (plesiomorph?, apomorph?), Gleichartigkeit des Meso- und Metanotum (plesiomorph?, apomorph?), das Fehlen der dicken Tibiadornen (plesiomorph?) und andere, im Abschnitt E behandelte Merkmale.

Heidea und *Bernaea* gehören somit zu den Aleyrodina.

Es ist im folgenden zu unterscheiden zwischen Aleyrodina (sensu lato), der Gesamtgruppe, die durch wenigstens eine Synapomorphie von allen anderen Insekten abweicht, und der Gruppe der Aleyrodina sensu stricto, welche den kompletten Satz an Synapomorphien aufweist, den wir von den rezenten Aleyrodina her als Merkmalssyndrom kennen. Diese letztgenannte Gruppe, welche in diesem Fall die rezenten und tertiären Aleyrodina einschließt, kann man der Kürze halber als *Aleyrodina bezeichnen (nach Hennig 1969: 34; Abb. 6, 8).

II. Die Stellung von *Heidea* und *Bernaea* innerhalb der Aleyrodina

Wie aus dem Vergleich der cretazischen, tertiären und rezenten Aleyrodina (Abschnitt E) ersichtlich ist, weisen die Kreidefossilien in einigen Merkmalen prinzipielle Unterschiede zu tertiären und rezenten Aleyrodina auf.

Die Entscheidung über den Merkmalscharakter ist bei einigen dieser Merkmale möglich: Die bei den Kreidefossilien großen, vollständig mit undifferenzierten Ommatidien besetzten Komplexaugen, das Vorhandensein der Medianocelle und das Fehlen von Wachsplatten können nicht anders als plesiomorph gedeutet werden, denn diese Merkmalsausbildungen der Augen und Ocellen gehören zum Grundbauplan der Pterygota, und sie sind auch innerhalb der anderen Hemipteragruppen realisiert; Wachsplatten dieser Bauart kommen innerhalb der Insekten nirgends als bei den *Aleyrodina vor. Sehr wahrscheinlich muß auch der große, nicht klappbare Legeapparat als Plesiomorphie gedeutet werden, denn der Legeapparat stimmt hin-

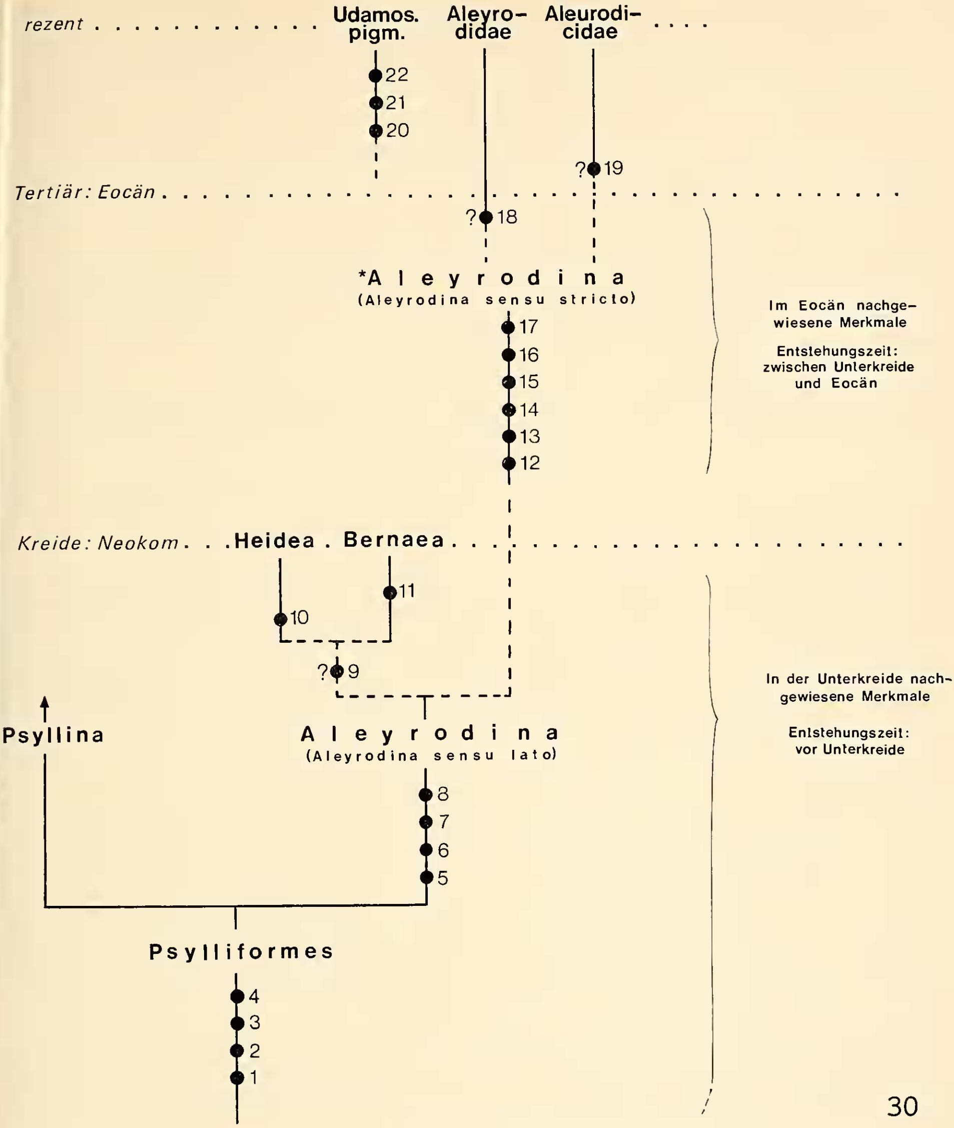


Abb. 30. Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Aleyrodina nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand. Entgegen der allgemeinen Auffassung sind Aleyrodidae bzw. Aleurodicidae noch nicht mit Sicherheit als monophyletische Gruppen erwiesen, und die Stellung von *Udamoselis* ist ungeklärt.

Die Fossilien der Unterkreide (*Heidea*, *Bernaea*) weisen erst wenige Synapomorphien auf und gehören somit in die Stammgruppe der Aleyrodina. Eine Reihe weiterer Synapomorphien sind im Tertiär nachgewiesen, was darauf schließen läßt, daß sie zwischen Unterkreide und Eocän entstanden. Dieses Merkmalssyndrom faßt die tertiären und rezenten Aleyrodina zur Gruppe der *Aleyrodina (im eigentlichen Sinne) zusammen.

Nr. 1—22: Morphologische, auch bei Fossilien nachweisbare (Syn-)Apomorphien.

Nr. 1—4: Synapomorphien der Psylliformes: Sprungbeincoxen, Abdomenstiel, lange, frei vorragende Parameren, Legeapparat zum Versenken des Eistiels geeignet.

Nr. 5—8: Synapomorphien der Aleyrodina (soweit sie vor der Unterkreide entstanden): Doppelklappen-Analapparat, Borstenreihen zur Wachsverteilung, Zahl und Anordnung der Flügeladern, Schrägstellung des Kopfes durch Pronotumkippung.

sichtlich seiner Größe und der fehlenden Knickbarkeit mit der ursprünglichen, auch bei Psyllina und Zikaden vorhandenen Ausbildung überein. Die hierzu funktionsgerechte vertikale Lage der Parameren ist ebenso zu beurteilen: Die Stellung der Kopulationsapparate zueinander stimmt mit den Psyllina, der Schwestergruppe der Aleyrodina überein, und es ist anzunehmen, daß dies die primäre Lage für die Psylliformes ist (auch deshalb, weil auch bei den anderen Homopterengruppen die Parameren mehr nach dorsal gerichtet sind).

Der Merkmalscharakter der Rüssellänge ist nicht eindeutig deutbar, da der Vergleich mit den nächstverwandten Gruppen keine Aufschlüsse gibt (Psyllina bzw. Coccina haben stark umgebildete Rüssel, innerhalb der Aphidina gibt es kurze und lange Rüssel), und da bei der Rüssellänge in Bezug auf die Struktur der Nährpflanzen mit Konvergenzerscheinungen gerechnet werden muß (s. S. 61).

Die Deutlichkeit der Abgrenzung der Kopfelemente (Clypeus, Laminae maxillares, Laminae mandibulares) ist ein wenig aussagekräftiges Merkmal: Sicher entspricht die scharfe Abgrenzung der Kopfbereiche dem ursprünglichen Zustand, doch kann das Verschwinden der Grenzen — seien sie durch Oberflächenskulptur oder Nähte repräsentiert — graduell und damit leicht mehrfach konvergent erfolgen.

Die deutbaren Merkmale, in denen die Kreidefossilien von den rezenten (und tertiären) abweichen, liegen also als plesiomorphe Ausbildung vor, während die andere (synapomorphe) Merkmalsalternative jeweils den *Aleyrodina (sensu stricto: rezente, tertiäre) zukommt. Die Kreidefossilien weisen somit nur einen Teil der Synapomorphien auf, die bei den *Aleyrodina als Merkmalssyndrom einheitlich vorkommen (s. Abb. 30). Aus diesem Grund dürfen die beiden Kreidefossilien nicht in die durch die Gesamtheit der Synapomorphiengruppe gekennzeichneten *Aleyrodina eingruppiert werden, sondern sie stehen außerhalb dieser Gruppe (s. Abb. 30).

Somit ergeben sich 3 Gruppen: A: *Heidea*, B: *Bernaea*, C: *Aleyrodina (rezente, tertiäre), deren Verwandtschaftsbeziehungen untereinander lauten können: (A + B) / C (d. h. die Kreidefossilien sind untereinander am nähesten verwandt); A/(B + C), B / (A + C) (d. h. eine der beiden Kreidefossilien ist mit *Aleyrodina am engsten verwandt). Um die Entscheidung zwischen diesen Möglichkeiten zu treffen, muß man (mindestens) eine Synapomorphie für zwei Gruppen nachweisen (sowie mindestens je eine Autapomorphie für jede der 3 Gruppen).

Leider ist der Nachweis solcher Synapomorphien jedoch für die Kreidefossilien nicht mit der nötigen Sicherheit möglich, da ihre gemeinsamen, von den anderen

---

Nr. 9: Unsichere Synapomorphie (? Konvergenz) von *Heidea* und *Bernaea*: Extrem langer Rüssel.
Nr. 10: Autapomorphie von *Heidea*: Lateralhöcker beim differenzierten Analapparat.
Nr. 11: Autapomorphie von *Bernaea*: Ventrale Lamelle der Vorderflügelbasis.
Nr. 12—17: Synapomorphien der *Aleyrodina: Entwicklung von imaginalen Wachsplatten, Legeapparat reduziert und hochklappbar, Paramerenstellung zur Horizontallage verändert, Komplexaugenreduktion mit Kopfverschmälerung, Verlust der Medianocelle.
Nr. 18: Fragliche Synapomorphie der Aleyrodidae: Ausbildung der ♀ Wachsplatten zu übergroßen Feldern in der vorderen Abdomenhälfte (fragliche plesiomorphe Alternative: Wachsplatten normaler Segmentgröße am ganzen Abdomen).
Nr. 19: Fragliche Synapomorphie der Aleurodicidae: Empodium zu einem borstentragenden Höcker umgebildet (wahrscheinlich plesiomorphe Alternative: Empodium lappenförmig — wie bei *Heidea*, *Bernaea*? / wie bei Aleyrodidae?).
Nr. 20—22: Autapomorphien von *Udamoselis*: Riesige Größe, Kiele auf den Tergiten, Längen-/Breiten-Verhältnisse der Abdominalsegmente etc.

Aleyrodina abweichenden Merkmale Symplesiomorphien darstellen (bzw. beim Rüssel vielleicht eine abgeleitete Ausbildung vorliegt, bei welcher aber Konvergenz nicht ausgeschlossen werden kann). Auch ist der Nachweis einer Synapomorphie zwischen einem der Kreidefossilien und *Aleyrodina nicht möglich.

Als Autapomorphien der Kreidefossilien lassen sich aus den Merkmalen der Tabelle 1 mindestens die differenzierte Form von Operculum, Lingula und Lateralhöckern für *Heidea*, und die ventrale Lamelle im Vorderflügel für *Bernaea* anführen. Wieweit andere Merkmale (z. B. die Wandstärke des Rüsselsegments 2 und die Art der Artikulation mit dem folgenden Rüsselglied bei *Heidea* eine einmalige, charakteristische Bildung darstellen, läßt sich erst nach entsprechender Untersuchung der *Aleyrodina entscheiden.

Beim gegenwärtigen Kenntnisstand ist somit nur die Aussage möglich, daß die beiden Kreidefossilien zu den Aleyrodina, und zwar zur Stammgruppe (im Sinne von Hennig 1969: 32f.) der *Aleyrodina gehören.

H Die Verwandtschaftsbeziehungen der tertiären und rezenten Aleyrodina

Mit der Dokumentation der Merkmale tertiärer Aleyrodina (Abschnitt D) wäre der Nachweis geliefert, daß alle Teilgruppen der *Aleyrodina schon im Tertiär vorkamen — wenn man die üblichen Definitionen der *Aleyrodina-Familien als voll beweiskräftig ansieht. Leider scheint mir dies nicht genügend gesichert, da die verwendeten Merkmale zum Teil plesiomorphe Strukturen sind und die phylogenetische Bewertung anderer Merkmale unsicher ist. (Überdies scheint mir eine Überbewertung der unzureichend beschriebenen und inzwischen verschollenen *Udamoselis* erfolgt zu sein.)

Da die Gliederung der rezenten Aleyrodina in Teilgruppen, und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen noch nicht als geklärt angesehen werden können, müssen hier einige Ansichten diskutiert werden.

I. Das Problem der Definition der Aleyrodina-Familien

1. Die Aussage des Flügelgeäders

a) Vorderflügel:

Enderlein (1909: 230) gliederte die Aleyrodina in „Udamoselidae“[8]) (*Udamoselis* + *Aleurodicus*) und „Aleurodidae“ (die übrigen Gattungen *Aleurochiton* und *Aleyrodes*). Hierfür wurden ausschließlich Flügelmerkmale verwendet: Das Charakteristikum für „Udomoselidae“ ist die vorhandene Gabel der Hauptader (R + M → R, M nach Enderlein, Börner, bzw. „R → R_1, Rs“ nach Quaintance & Baker, Pesson) sowie das Vorhandensein der als Cu (Enderlein, Börner) bzw. „M“ (Quaintance & Baker, Pesson) gedeuteten Ader.

Diese auch heute noch verwendete Definition der „Udamoselidae“ bzw. Aleurodicidae stimmt bedenklich, da die entscheidenden Merkmale (Vorhandensein von R, M, Cu) nicht als synapomorphe Merkmale nachweisbar sind.

Andererseits ist auch die Definition der Aleurodidae (Reduktion von R und Cu) nicht ohne weiteres beweiskräftig, weil diese Reduktion konvergent entstehen kann.

[8]) Er bezeichnete sie als Subfamilien, da er den gesamten Aleyrodina nur den Rang einer Familie zubilligte.

Man müßte erst absichern, daß diese Aderreduktion nicht als sekundärer Effekt der verringerten Körpergröße auftritt (wie dies in zahlreichen anderen Insektengruppen der Fall ist) bzw. daß die Verringerung der Körpergröße ein einmaliges Ereignis in der Evolution der Aleyrodina darstellt und nicht mehrmals — konvergent — auftrat.

Hierzu läßt sich feststellen: Flügel über 2 mm Länge enthalten den vollständigen Satz Adern — diese sind massiv sklerotisiert und dunkel —, Flügel von ca. 2 mm bis ca. 1,5 mm weisen noch dieselbe Aderung — aber in hyaliner Form — auf, noch kleinere Flügel enthalten nur noch die ungegabelte Längsader.

Ein Modell, an dem der Einfluß der Flügellänge auf den Reduktionsgrad der Aderung deutlich wird, ist *Neomaskellia bergi*, bei welcher die größeren Weibchen (1,36 mm Flügellänge) noch eine gewinkelte und eine basale Ader aufweisen, während die kleineren Männchen (0,64 mm Flügellänge) nur eine einzige gerade Ader zeigen.

Eine scharfe Grenze zwischen diesen Ausbildungen liegt nicht vor; schon Börner (1910) zeigte, daß auch bei kleinflügeligen Formen die bei *Udamoselis* deutlich ausgeprägten Adern wenigstens als Flügelfurchen bzw. -kanten nachweisbar sind.

Wie bei anderen Kleinformen unter den Insekten ist auch hier die Ausbildung der Flügeladerung größenabhängig, eine exakte Grenzziehung ist nicht möglich.

Wie unscharf die Grenzen der Aleurodicidae (d. h. Udamoselidae ohne die monotypische *Udamoselis*) sind, zeigt die Zuordnung von *Paraleyrodes* zu den Aleurodicidae (Quaintance & Baker 1915: 81), obwohl die Flügeladerung nicht dieser Familiendiagnose entspricht, sondern entsprechend reduziert ist wie bei Aleyrodidae (cf. l. c. Taf. XXX, fig. 4, Taf. XXXVIII, fig. 5).

Die Zusammengehörigkeit von *Udamoselis* und *Aleurodicus, Synaleurodicus* etc. kann nicht mit diesen Flügelmerkmalen bewiesen werden, weil die Übereinstimmung der Flügeladerung keine Synapomorphie darstellt. Die Zusammengehörigkeit der Gattungen mit reduzierter Aderung kann nicht abgesichert werden, weil die Grenzziehung unscharf ist und außerdem mehrfach konvergente Reduktion nicht ausgeschlossen werden kann. Für die Gliederung der rezenten und die Zuordnung von fossilen Aleyrodina zu Teilgruppen ist das Flügelgeäder somit wenig geeignet.

b) Hinterflügel:

Über die Aderung der Hinterflügel von Aleyrodina lassen sich nur sehr spärliche Angaben finden. Soweit feststellbar, scheinen Hinterflügel mit zwei Längsadern (R + M, Cu) nur für Aleurodicidae beschrieben zu sein. Da jedoch nicht alle Mitglieder dieser Familie diese Merkmale aufweisen (zumindest *Paraleyrodes* hat nur eine einzige Ader, Quaintance & Baker 1915: 83), und andererseits Nicht-Aleurodicidae (*Bernaea*) ebenfalls zwei pigmentierte Längsadern haben können, ist diese Struktur als diagnostisches Merkmal der Aleurodicidae kaum verwendbar. (Als phylogenetisch aussagekräftiges Merkmal ist es schon deshalb nicht zu betrachten, weil die zwei Längsadern zum Grundbestand der Aderung gehören.) Aus diesen Gründen ist die Zuordnung des tertiären Fossils „*Aleurodicus*“ *burmiticus* Cockerell (S. 32) zu den Aleurodicidae auf Grund der Flügelabbildung nicht beweisbar.

2. Die Aussage des „Paronychium“

Die rezenten Aleyrodina-Imagines (von *Udamoselis* abgesehen, s. u.) werden außer nach der Flügeladerung auch nach der Ausbildung des unpaaren medianen Tarsus-

fortsatzes („Paronychium", „Empodium", „Arolium") gruppiert: Die Aleurodicidae weisen eine auf einem Höcker stehende Borste auf, während die Aleurodidae einen schmalen dünnhäutigen, distal gefiederten oder auch starr lanzettförmigen (vertikal stehend) Fortsatz, der länger als die Kralle ist, zeigen. Da jeder der beiden Typen innerhalb der betreffenden Gruppe konstant ist (nur ein Teil der Gattung *Aleurochiton* zeigt die lanzettförmige Umbildung), kann man die beiden Alternativen als die bisher besten diagnostischen Merkmale der Aleurodicidae bzw. der Aleurodidae ansehen.

In weitem Umfang deckt sich auch die Gruppierung, die hiermit erzielt wird, mit der Gruppierung, die auf den Wachsporen der Puparien basiert — doch scheint hierbei eine uneinheitliche Typisierung vorzuliegen, welche die Paronychium-Ergebnisse nicht gut stützt: Innerhalb der Familie Aleurodicidae kommen nicht nur die charakteristischen „compound pores", sondern auch „agglomerate pores" und einfache Poren vor (QUAINTANCE & BAKER 1915: 25, BAKER 1937: 602, SAMPSON & DREWS 1941: 144 etc.). Formen mit einfachen Poren können somit gleicherweise zu den Aleurodicidae wie zu den Aleyrodidae gerechnet werden — dies engt die Kontrollmöglichkeit über die mit anderen Merkmalen (Paronychium, Flügel etc.) erstellte Gruppierung stark ein. Überdies ist die Ausbildung der zusammengesetzen Poren sehr verschieden, und es ist sehr fraglich, ob hiermit eine monophyletische Gruppe begründet werden darf — insbesondere, wenn man das häufige und isolierte Auftreten verschieden differenzierter Wachsporenstrukturen bei anderen Homopterengruppen berücksichtigt (cf. QUAINTANCE & BAKER 1915: 14; PESSON 1951: 1431 f., in GRASSÉ).

Über die Paronychiumausbildung bei *Udamoselis* liegt nur die Angabe ENDERLEINS (1909: 232—233) vor: „Ein Empodialanhang (Paronychium) ist mit der Lupe nicht erkennbar." Hieraus ist möglicherweise zu schließen, daß weder die bei Aleyrodidae noch die bei Aleurodicidae vorliegende Paronychiumform, sondern höchstens ein borstenloser stumpfer basaler Höcker das Paronychium repräsentiert, denn bei der extrem großen *Udamoselis* (7 mm Körperlänge) hätte ein krallenlanger oder auch ein halb so langer borstenförmiger Fortsatz schon bei 10-facher Vergrößerung erkennbar sein müssen (bei einer 2 mm großen genadelten Aleurodicidae ist das Paronychium (nach Entfernen des Wachses — das aber bei *Udamoselis* fehlte) schon bei 25-facher Vergrößerung deutlich erkennbar). Die Zusammengruppierung von *Udamoselis* mit den Aleurodicidae (in der Familie „Udamoscelidae", DUMBLETON 1956) mit der Begründung „Paronychium spine-like" ist jedenfalls eine unberechtigte Unterstellung.

Die phylogenetische Aussage der Paronychiumausbildungen ist aber noch nicht zu entscheiden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß beide Alternativen nicht konvergente Reduktionsformen (Synapomorphien) darstellen, doch bleibt ihre schrittweise Herausbildung noch unbewiesen. Auch die Tatsache, daß sowohl die Kreidefossilien (die nicht zu den *Aleyrodina gehören) als auch — mindestens — die größte (Nr. 1) der tertiären Aleyrodina (die zu den *Aleyrodina gehört) plumpe, nicht gefiederte, unbeborstete Paronychiumausbildung aufweist (bei anderen tertiären ist es krallenähnlich geformt), läßt eine Auflösung dieser Frage nicht zu. Die nächstverwandten Gruppen geben ebenfalls keinen Aufschluß (Psyllina haben großes zweiteiliges, „aufgeblasenes" Paronychium; bei Aphidina und Coccina fehlt es vollständig).

Wenn auch die phylogenetische Aussage der Paronychiumausbildung unklar ist, so ist der diagnostische Wert der Aleurodicidae bzw. Aleyrodidae-Form doch wertvoll — besser als die Flügeladerung. Der Nachweis des Mindestalters einer der beiden Gruppen sollte daher die Übereinstimmung im Paronychium mit einschließen. Das ist bis jetzt erst für die Aleyrodidae im Tertiär möglich.

Eine Einordnung von *Aleyrodina mit borstenlosem, ungefiedertem plumpen Paronychium stößt — bis zur Klärung der phylogenetischen Aussage der Paronychiumformen und der Wachsplatten, s. u. — auf große Schwierigkeiten.

3. Die Aussagen der Wachsplatten der Imagines

Nach Mound (1961: 348) sind bei *Aleurodicus capiangae* ♀ am 5. und 6. Abdominalsegment Wachsplatten entwickelt; dies „may be characteristic" für die Familie Aleurodicidae. Die Wachsplatten der vorderen Segmente (2, 3) „are much less evident in this species than the posterior glands".

Bei einem Aleurodicidae-♀ (aus der Sammlung des Zoologischen Instituts Warschau) konnte ich entsprechende Beobachtungen anstellen. Beim Benetzen des Abdomens mit absolutem Alkohol löst sich der gekringelte, lockere Wachsfilz (der die gesamte Körperoberfläche mit Ausnahme der Ommatidien und Ocellen bedeckt) in unregelmäßige Reste auf, nur in der hinteren Abdomenhälfte kommen zwei hintereinander liegende massive, scharf begrenzte Tafeln aus dichtgepacktem Wachs zum Vorschein, die sich auch bei mehrfachem Betupfen mit Alkohol kaum auflösen. Nimmt man sie mit Minutienstiften ab, so sieht man darunter zwei hintereinander liegende, scharf umgrenzte Sternitplatten (= Wachsplatten), die auch durch ihre glatte, planliegende Oberfläche von dem stark geschrumpften übrigen Abdomen abgesetzt sind; diese Platten haben die Form normal breiter Segmente. — Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch die vorderen Abdominalsegmente als Wachsplatten ausgebildet sind, jedoch ist dies in dem getrockneten Zustand des Einzelexemplars nur durch einen verstärkten, glatten Lateralrand angedeutet erkennbar.

Dies ist ein markanter Unterschied zu der von Aleyrodidae angegebenen Ausbildung, wobei nur in der vorderen Abdomenhälfte des ♀ zwei (übergroße) Segmente zu Wachsplatten umgebildet sind (Hargreaves 1915, fig. 38, 40, 41: *Trialeurodes vaporariorum* — Segmentierung „2, 3" = 3, 4. Weber 1935, Tafelabb. 18a, d: *Trialeurodes vaporariorum*, *Aleurodes brassicae* (cf. l. c.: 2). Goux 1946: 23: *Aleurodes lauri*).

Wieweit die beiden „Typen" einheitlich gebaut sind und innerhalb jeder der beiden Familien konstant vorkommen, ist meines Wissens noch nicht im Vergleich untersucht. Es wäre eine lohnende Aufgabe für die Auswertung großer Vergleichssammlungen, denn möglicherweise ergibt sich hiermit ein gutes Familienkennzeichen.

Da bei den Kreideformen alle Sternite (mit Ausnahme des Endsegments) reduzierte Sklerotisierung zeigen, und die ♂ der *Aleyrodina (zumindest der Aleyrodidae) auf den vier mittleren Segmenten Wachsplatten aufweisen, ist es denkbar, daß auch den *Aleyrodina-♀ primär an allen Segmenten Wachsplatten zukommen, und die bei Aleyrodidae-♀ vorliegende Beschränkung auf zwei Segmente Reduktion darstellt (und als Synapomorphie der Mitglieder der Aleyrodidae nachgewiesen werden kann).

Bei den tertiären Aleyrodina konnte bisher allein die für Aleyrodidae bekannte Ausbildung gefunden werden (dementsprechende Angaben für Cockerells „*Aleurodicus*" fehlen).

II. Die problematische Deutung von *Udamoselis*

1. Die angebliche Bedeutung von *Udamoselis*

Udamoselis pigmentaria Enderlein (1909), nach einem ♂ beschrieben, wird — durch ein relativ vollständiges Flügelgeäder veranlaßt — allgemein als ursprünglichster Aleyrodina-Vertreter betrachtet. Wenn man diese Art tatsächlich als „much

more generalized than any other" (QUAINTANCE & BAKER 1915: 18) ansieht, würde das bedeuten, daß *Udamoselis* den Grundplan der Aleyrodina oder wenigstens der *Aleyrodina weitgehend beibehalten hat. Dies scheint mir nicht der Fall zu sein — und dementsprechend kann *Udamoselis* nicht der Wert einer aufschlußreichen Schlüsselfigur beigemessen werden —, im Gegenteil, ohne Neufund sind Aussagen über die phylogenetischen Aufschlüsse und die Verwandtschaftsverhältnisse von *Udamoselis* zu den anderen *Aleyrodina nicht möglich.

2. Die Merkmale von *Udamoselis*

Das einzige bekannte Exemplar, das „wahrscheinlich (aus) Südamerika" stammt, wurde leider nur sehr unvollständig beschrieben. Es befand sich in der Stettiner Sammlung und ist verschollen. Wie mir Herr Dr. H. SZELEGIEWICZ, Warschau, freundlicherweise mitteilte, ist es in dem heute im Zoologischen Institut der Polnischen Akademie der Wissenschaften befindlichen Teil der ENDERLEINschen Sammlung nicht enthalten, und der Verbleib der übrigen Sammlungsteile ist unbekannt. Somit ist man auf die relativ ausführliche Beschreibung ENDERLEINS angewiesen, in welcher er leider nicht alle Merkmale bespricht und nur die Flügel abbildet.

Aus dem Text läßt sich in Bezug auf die hier wichtigen Merkmale folgendes entnehmen: der Kopf ist etwa halb so breit wie der Thorax; die Augen erfüllen, von dorsal gesehen, offenbar das ganze laterale Kopfdrittel (so daß die Fühler in Augengruben stehen), ihr Hinterrand ist wohl nicht eingebuchtet („Schläfen fehlen"); nur 2 Ocellen sind vorhanden; der Rüssel ist kurz (so lang wie die Kopfhöhe) und weist zwei gleichlange Distalglieder auf; das Abdomen wirkt durch relativ langgestreckte terminale Segmente (8, 9) und Parameren „sehr lang und schmal". Angaben über Analapparat und über die Stellung der Parameren fehlen (und sind auch nicht mit Hilfe der angegebenen Längenwerte zu ermitteln); Fühlergeißel fehlt (abgebrochen).

3. Merkmalsbewertung und Aussage von *Udamoselis*

a) Autapomorphe Körpermerkmale

Aus dem Schwestergruppenverhältnis der Psyllina und Aleyrodina ergibt sich, daß die primäre Flügelform der Aleyrodina — wie die der Psyllina — distal gerundet, im ganzen etwa ellipsoid ist, und Adern, die den Flügelrand erreichen, aufweist. Ferner muß eine solche ursprüngliche Aleyrodide ein plumpes Abdomen aufweisen, mit deutlich reduziertem 1. Abdominalsegment, zunehmender und abnehmender Segmentbreite (Segmente 2—8) und ein Endsegment, das nicht wesentlich länger als breit ist.

Nichts davon ist bei *Udamoselis* in dieser Weise ausgebildet: Sie weist eckigen Flügelumriß (im Gegensatz zu den anderen rezenten Arten) auf; die „R" (ENDERLEIN, BÖRNER; „R1" nach QUAINTANCE, PESSON) ist trotz der vergleichsweise riesigen Flügel weit verkürzt (während sogar bei kleineren Flügeln eine vollständige R vorhanden sein kann!); ENDERLEIN beschreibt das Abdomen als „sehr lang und schmal", und gibt keinen Hinweis auf ein stark verschmälertes 1. Abdominalsegment oder wechselnde Breite der übrigen 6 Segmente („die sieben ersten Glieder kurz, etwas flach, fast 1 mm breit . . ., 8. und 9. schmäler . . ."); und das letzte Segment ist viermal so lang wie breit. Überdies tragen Tergite und Sternite ein System von Kielen und Längsfurchen, was bei Aleyrodina und Psyllina sonst unbekannt ist.

Diese Merkmalsausbildungen fallen aus dem einheitlichen Rahmen der fossilen und rezenten *Aleyrodina heraus und sind daher als Autapomorphien (auf Art- oder Gattungsniveau abgeleitete Merkmale; d. h. als Art- und Gattungscharakteristika für *Udamoselis pigmentaria*) zu deuten. (Einzelne dieser *Udamoselis*-Merkmale gleichen Autapomorphien anderer Aleyrodina-Arten isolierter Verteilung im System der *Aleyrodina). Wegen dieser Abweichungen von der ursprünglichen und (weitgehend) einheitlichen Ausbildung der *Aleyrodina-Merkmale kann man die abweichende *Udamoselis* daher nicht als insgesamt ursprünglichste Aleyrodide ansehen.

b) Sekundäre Entstehung der Körpergröße und Flügeladerung

Nur für den Verlauf eines Teils der Flügeladern (Vorhandensein von R, M, Cu, Analader) läßt sich die Meinung vertreten, daß diese Aderung mit der ursprünglichen Form übereinstimmt — aber es läßt sich nicht beweisen, daß *Udamoselis* diese Aderung direkt und unverändert von einer „Ur-Aleyrodide" übernommen hat, d. h. es läßt sich eine sekundäre Entstehung dieser „ursprünglichen" Aderung nicht ausschließen, sondern, im Gegenteil, wahrscheinlich machen:

Da schon die Kreidefossilien, d. h. Mitglieder der Stammgruppe (s. Abb. 30) der Aleyrodina und ebenso die tertiären *Aleyrodina geringe Körpergrößen (unter 2 mm) wie die meisten der rezenten Aleyrodina aufweisen, ist es wahrscheinlich, daß die einmalige Größe von *Udamoselis* (Körperlänge 7 mm, Flügellänge 5,5 mm) sekundär ist, d. h. eine Autapomorphie darstellt. (Man müßte sonst annehmen, daß *Udamoselis* seine Größe über eine eigene Vorfahrenlinie seit der Zeit der Aufspaltung der Psylliformes oder gar der Sternorrhyncha — d. h. mindestens Perm — unverändert beibehalten habe, was aber wegen der *Aleyrodina-Merkmale von *Udamoselis* unlogisch wäre.)

Abhängigkeitsbeziehungen zwischen Flügelgröße (Körpermasse?) und Deutlichkeit (Sklerotisierungsgrad) der Adern sind bei vielen Aleyrodina deutlich. Es läßt sich leicht vorstellen, daß mit einer Vergrößerung des Flügels (und der Körpermasse) eine Verstärkung der Adern zur Stabilisierung der größeren Flächen und eine Erweiterung ihres Lumens zur besseren Transportmöglichkeit der Körperflüssigkeit über die größere Distanz (sowie Tracheenversorgung) notwendig werden; beide Vorgänge machen sich in einer Verstärkung der Deutlichkeit der Adern bemerkbar (Sklerotisierung-Färbung, Tracheen-Lichtbrechung).

Die Untersuchung von Patch (1909) hat gezeigt, daß selbst in einem Flügel mit nur einer einzigen Ader im (älteren) Imaginalstadium vorher, d. h. im frisch geschlüpften Imaginalstadium eine größere Anzahl Tracheen in der Flügelspreite vorhanden sind. Somit wird das Vorhandensein oder Fehlen von Flügeladern zu einem leicht steuerbaren graduellen Unterschied in der nachträglichen Reduktion der Tracheen — insbesondere auch deshalb, weil die Adern in allen Fällen (mit Ausnahme der extrem winzigen Formen) als Kanten oder Furchen im Flügel angelegt sind. Eine sekundäre Verstärkung der Flügeladerung im Fall einer sekundären Flügelvergrößerung (wie im Falle von *Udamoselis*) ist somit eine leicht zu vollziehende graduelle Abwandlung; prinzipielle Umbauten sind nicht erforderlich. Aus diesen Gründen können sich diese Vorgänge im Lauf der Evolution der Aleyrodina vielfach bei Änderung der Flügelgröße abgespielt haben. Das Vorhandensein einer reichen Aderung [R, M, Cu vorhanden: *Udamoselis*, rezente Aleurodicidae, tertiäre *Aleyrodina, cretazische Aleyrodina (*Bernaea*)] dürfte damit konvergente (Wieder-)Ver-

stärkung der stets wenigstens rudimentär angelegten Adern darstellen. Dies gilt im Prinzip ebenso für die Analader, die in dem Riesenflügel von *Udamoselis* „deutlich" (pigmentiert?) ist und deren Anlage (Falte) auch bei kleineren Aleyrodina sichtbar ist.

Meiner Meinung nach können die geringfügigen und graduellen Variationen innerhalb des konstanten Geäderplans der Aleyrodina keinen eindeutigen Aufschluß über Verwandtschaftsverhältnisse geben — vielmehr stellt diese Variation ein mehr oder weniger vollständiges „Ausfüllen" des vorgegebenen konstanten Musters dar. Der Realisationsgrad steht mit mechanischen und ernährungsphysiologischen Bedürfnissen in Zusammenhang. Insbesondere bestehen undurchsichtige Wechselbeziehungen zwischen Körpergröße (inclusive Masse, Schwerpunktsverteilung etc.) und der Flügelform (inclusive Aderkrümmung, -lage, -länge, Auftriebsverteilung, Flügelschlagfrequenz, Körperform etc.) (als Beispiel hierfür seien die geschlechtsdimorphen Verschiedenheiten der Flügellänge, -form, Aderlänge, -zahl, -feinverlauf genannt).

c) Das Wachsplattenproblem

Enderlein (1909) betont bei der Beschreibung von *Udamoselis* den „völligen Mangel an Weiß", d. h. von Wachs. Leider gibt er keine Angaben über die Struktur der Sternite, so daß unklar ist, ob (und auf welchen Segmenten) Wachsplatten vorhanden sind.

Für das Fehlen eines Wachsüberzuges gibt es verschiedene Deutungsmöglichkeiten:

α) Wachsplatten fehlen tatsächlich; dies würde man wegen des nachgewiesenen Vorkommens solcher Strukturen im Tertiär kaum als Plesiomorphie deuten können, sondern ebenso wie die in den vorhergehenden Abschnitten genannten Merkmale als Autapomorphie (sekundärer Verlust). (Eine Zusammengruppierung von *Udamoselis* mit den wachslosen *Heidea* und *Bernaea* wäre — auch im Falle eines geringen zeitlichen Abstands — nicht möglich, da *Udamoselis* ja Synapomorphien der *Aleyrodina aufweist.)

β) Wachsplatten sind bei *Udamoselis* vorhanden, sie waren aber zur Zeit der Fixierung des Tieres noch nicht in Tätigkeit: Von verschiedenen Aleyrodina-Arten ist bekannt, daß die Wachsdrüsen erst einige Zeit (Hargreaves 1915; 4—12 Stunden nach Mound 1961) nach dem Schlüpfen mit der Sekretion beginnen. Ebenfalls setzt auch die Dunkelfärbung des Chitins erst verspätet ein. Das Exemplar von *Udamoselis* zeigte braune bzw. schwarze Färbung an Thorax, Tergiten und Tarsen. Da jedoch die Ausfärbung und die Wachsproduktion nicht unbedingt gleichzeitig einsetzen müssen, ist bei *Udamoselis* auch indirekt keine Entscheidung über Fehlen oder Vorkommen von Wachsplatten möglich.

γ) Als dritte Möglichkeit (die zumindest denkbar wäre) könnte man vermuten, daß *Udamoselis* in Wachs eingehüllt war und daß sie „um zu sehen, was das für ein Tier sei", in Alkohol (oder einem ähnlichen Lösungsmittel) herausgelöst wurde, ehe sie Enderlein zu Gesicht bekam (er erhielt sie „durch die Firma Staudinger und Bang Haas"); hierfür gibt es aber natürlich keine Anhaltspunkte.

Im übrigen ist offenbar nichts bekannt, ob auch andere rezente Aleyrodina wachslos sind; bei Alkoholmaterial ist dies nur feststellbar, wenn speziell auf Wachsplatten geachtet wird — was aber bisher in der Regel nicht der Fall ist.

4. Systematische Stellung und Bedeutung von *Udamoselis*

Der winzige Kopf, die Reduktion der Medianocelle und die horizontale Lage der Parameren (möglicherweise auch die Kürze des Rüssels) sprechen dafür, daß *Udamoselis* in die Gruppe der *Aleyrodina gehört.

Eine weitere Zuordnung zu irgendeiner Teilgruppe ist nicht möglich, da sich die Übereinstimmung in der Flügeladerung nicht als Synapomorphie mit einer anderen Gruppe deuten läßt (sondern als Konvergenz bzw. — wenn man die im Abschnitt H II 3 gegebene Argumentation nicht anerkennt — als Symplesiomorphie) und da weiterhin Angaben über andere Merkmale (Wachsplatten, Paronychium), die wenigstens eine typologische Zuordnung erlauben würden, fehlen. *Udamoselis* kann daher nur das Attribut „incertae sedis" zuerkannt werden, solange nicht eine neue eingehende Untersuchung ihrer Merkmale vorliegt, was erst nach einem Neufund möglich ist.

Eine Zusammengruppierung von *Udamoselis* mit Aleurodicidae täuscht eine noch nicht bewiesene phylogenetische Erkenntnis vor und ist abzulehnen. Der von DUMBLETON (1956) auf Grund anderer Merkmale vorgenommene Zusammenschluß von Aleurodicidae mit *Udamoselis* zu einer Familie (fälschlich als „Udamoscelidae" bezeichnet) ist ungerechtfertigt, da die Ausbildung der von ihm genannten Merkmale („with compound or agglomerate pores" (Puparium) bzw. „paronychium spine-like") bei *Udamoselis* selbst unbekannt ist. Daher ist die Verwendung des Namens Udamos(c)elidae für die durch diese Merkmale gekennzeichneten Formen unlogisch.

Die Bezeichnung Udamoselidae im Sinne von QUAINTANCE & BAKER (1915) ist eher zu vertreten, denn es soll damit nur die angenommene Sonderstellung (allerdings auch die vermutete Primitivität) von *Udamoselis* (einziger Vertreter dieser Familie) verdeutlicht werden. Trotzdem bleibt es zweifelhaft, ob man *Udamoselis* den Rang einer Familie zubilligen soll. Wie oben ausgeführt, läßt sich das phylogenetisch nicht begründen, und auch die typologische Begründung scheint mir nicht ausreichend: Nachdem inzwischen auch andere Aleyrodina mit etwa derselben Flügeladerung (z. B. *Aleurodicus*, LEONARDI 1910, QUAINTANCE & BAKER 1915; *Ceraleurodicus*, COSTA LIMA 1928, *Radialeurodicus*, BAKER 1937; *Synaleurodicus*, DUMBLETON 1956) bekannt sind, bezieht sich der Unterschied nur noch auf die „deutlich" vorhandene Analader — die aber bei anderen Formen als Falte oder auch „deutlich" ebenfalls vorhanden ist; hinzu kommt die ungewöhnliche Körpergröße. Die ergibt aber (auch einschließlich der auf S. 55 erwähnten Autapomorphien, die bisher aber von anderen Autoren nicht als Begründung für die Sonderstellung herangezogen wurden) keinen größeren „morphologischen Abstand" — als typologisch-phaenetische Begründung für Familienrang — als beispielsweise die merkwürdigen Sonderbildungen bei *Dialeurodes pulcherrimus* (Kopf!, QUAINTANCE & BAKER 1915), oder bei *Aleurotithius timberlakei* (Rüssel!, Legeapparat!), bei *Siphonaleyrodes* (aufrechte Siphonen!, SAMPSON & DREWS 1941) bei *Pseudaleyrodes* (Abdomen!, HEMPEL 1923) etc., die nach der üblichen Ansicht nur als Art charakteristika gewertet werden; schließlich stellt man Formen mit Größenverhältnissen 3,5:1 (Flügel von *Aleurodicus giganteus/A. minimus*) sogar in dieselbe Gattung (während z. B. das Größenverhältnis zwischen *Udamoselis* und großen Aleurodicidae nur 1,5:1 bis 2:1 beträgt).

Udamoselis pigmentaria wird aus diesen Gründen nur als Gattung incertae sedis innerhalb der *Aleyrodina betrachtet. Weitere Aufschlüsse über ihre Familienzugehörigkeit und ihren Rang sind erst nach Kenntnis mehrerer bisher unbeschrie-

bener Merkmale möglich, d. h. nach morphologischer und phylogenetischer Analyse neugefundener Exemplare.

Die Bedeutung von *Udamoselis* beschränkt sich auf die größenbedingt günstige Möglichkeit eingehender morphologischer und anatomischer Untersuchung (sobald neues Material gefunden wird), wogegen *Udamoselis* nicht die Bedeutung einer „ursprünglichsten" Aleyrodide (sondern eher einer der stark abgeleiteten) zukommt.

III. Zusammenfassung

Rezente und tertiäre Aleyrodina sind durch einige abgeleitete Merkmale, die als Synapomorphien deutbar sind, als Vertreter einer monophyletischen Gesamtgruppe *Aleyrodina gekennzeichnet.

Da das Flügelgeäder für die Aufdeckung von Verwandtschaftsbeziehungen bei Aleyrodina ungeeignet ist und auch die Wachsporen der Puparien keine eindeutige Gruppierung erlauben, bleibt für eine Definition der *Aleyrodina-Familien nur die Ausbildung des Paronychiums als markante Verschiedenheit, welche es erlaubt, die „Aleurodicidae" (borstenförmiges Paronychium) von den „Aleyrodidae" (blattförmiges Paronychium) zu trennen. Da bisher nicht zu entscheiden ist, welche dieser Alternativen als Synapomorphie gedeutet werden darf, ist auch dieses typologische Gruppierungsverfahren mit Vorsicht zu betrachten. (Insbesondere ist damit das Zugehörigkeitsproblem für Formen mit von beiden abweichender Paronychiumform, die z. B. bei tertiären *Aleyrodina (Nr. 1) vorliegt, nicht zu lösen.) — Der Nachweis, daß Aleurodicidae und Aleyrodidae in einem Schwestergruppenverhältnis stehen, ist noch nicht geliefert.

Nach dieser auf dem Paronychium basierenden Definition sind „Aleyrodidae" im Tertiär (Baltischer Bernstein) nachgewiesen.

Als weitere, bisher noch ungenutzte Möglichkeit, die beiden Familien zu trennen (und zu definieren), muß auf die Verschiedenheit in der Ausbildung der imaginalen Wachsplatten (Größe, Verteilung auf den Sterniten) hingewiesen werden. Die von „Aleyrodidae" bekannte Ausbildung (zwei übergroße Wachsplattensegmente in der vorderen Abdomenhälfte) ist im Baltischen Bernstein nachgewiesen.

Der sichere Nachweis der „Aleurodicidae" im Tertiär steht noch aus.

Udamoselis pigmentaria kann nicht als „ursprünglichste" Aleyrodide (Aleyrodina) gelten; sie weist zahlreiche Autapomorphien auf. Ihre eventuelle Zugehörigkeit zu einer der beiden *Aleyrodina-Familien kann nicht stichhaltig begründet oder ausgeschlossen werden. Familienrang kann ihr weder mit phylogenetischer (aus einem Schwestergruppenverhältnis resultierend) noch mit typologisch-phaenetischer („morphologischer Abstand") Begründung zugesprochen werden. *Udamoselis* gilt daher als Gattung incertae sedis.

I Allgemeine Aussagen über die Evolution(sbiologie) der Aleyrodina

I. Alter der Aleyrodina

Außer dem als Nymphe einer Aleyrodide gedeuteten (und von manchen Autoren umstrittenen) permischen *Permaleurodes rotundatus* Becker-Migdisova und je einer (skizzenhaft beschriebenen) Imago im Burmesischen bzw. Baltischen Bernstein waren bisher keine Aleyrodinafossilien bekannt; direkte Aufschlüsse über die Evolution der

Gruppe, d. h. Vorstellungen über die Entstehungszeit von Teilgruppen und Merkmalen sowie Rückschlüsse auf die Biologie der Tiere waren daher noch nicht möglich. Auch indirekte Rückschlüsse ergaben nur sehr begrenzte Anhaltspunkte. Vertreter der Psyllina (*Psylla, Trioza,* etc.) im Miocän ergeben nur den Hinweis, daß die Schwestergruppe (Aleyrodina) ebenfalls im Tertiär gelebt haben muß. Der Fund von *Genaphis valdensis* Westwood & Brodie aus dem Malm ergibt einen Anhaltspunkt, daß das Schwestergruppenverhältnis zwischen Aphidiformes (Aphidina + Coccina) und Psylliformes (Psyllina + Aleyrodina) schon mindestens im obersten Jura bestand (soweit Rückschlüsse aus dem allein erhaltenen Flügel möglich sind).

Hier endete die Aussage fast zu derselben Zeit[9]), zu der jetzt voll körperlich erhaltene echte Aleyrodina vorliegen (unterste Unterkreide des Libanesischen Bernsteins).

Noch ältere fossile Flügel (*Kaltanaphis, Permaphidopsis* aus dem Perm) können, wie an anderer Stelle gezeigt wurde (Schlee 1969d), nicht nur den Aphidina, sondern ebenso berechtigt auch den Coccina oder auch der Stammgruppe der Aphidiformes angehören. Damit wäre (wenn diese Flügel nicht überhaupt nur zufällig [konvergent] gewisse Ähnlichkeiten mit Coccina- bzw. Aphidina-Flügeln aufweisen) auch die Existenz mindestens der Stammgruppe der Psylliformes auch im Perm erwiesen. In derselben Weise kann man die „Nymphe“ *Permaleurodes* deuten; ihre Zugehörigkeit zu den echten Aleyrodina ist aber tatsächlich fraglich (Evans 1963, Hennig 1969: 243), denn die Größenverhältnisse und die deutliche Abgliederung von Kopf, zwei Thorakalsegmenten vom Abdomen und die terminale Lage der vermutlichen Analöffnung stimmen nicht mit der von Aleyrodina bekannten Ausprägung überein.

Insgesamt bieten die Fossilien der untersten Unterkreide (*Heidea* und *Bernaea*) den ersten sicheren Nachweis der Aleyrodina, und die Fossilien des Tertiär (Baltischer Bernstein, Burmesischer Bernstein) den ältesten Nachweis der *Aleyrodina bzw. der Familie Aleyrodidae.

II. Reihenfolge der Merkmalsentstehung und Rückschlüsse auf die Biologie der fossilen Aleyrodina

Die fossilen und rezenten Aleyrodina weisen — als Synapomorphie der Psylliformes — die enorm vergrößerten Metacoxen auf, in denen die Sprungmuskulatur lokalisiert ist. Es kann daraus geschlossen werden, daß *auch die Kreidefossilien in derselben Weise wie rezente Psylliformes springen konnten.* Auch die Verkleinerung des 1. Abdominalsegments zu einem Abdomenstiel mag damit zusammenhängen, denn es ermöglicht durch die Verengung des Abdomenquerschnitts und seine spezialisierte Muskulatur rasend schnelle Dorsoventralbewegungen, die beim Sprung mithelfen können.

Die Kreidefossilien weisen zwar keine Wachsplatten, jedoch reduzierte Sternitsklerotisierung sowie Borstenkämme (Reihen starrer Borsten) an den Tibien auf: Diese Merkmale können als *Praeadaptation für die Ausbildung von Wachsplatten bzw. zur Verteilung des Wachses* über den Körper gedeutet werden. Wachsplatten sind erst im Tertiär nachgewiesen.

---

[9]) Nach Heie (1967: 190) wird die Zugehörigkeit des Flügels von *Triassoaphis cubitus* Evans zu den echten Aphidina von manchen Autoren bestritten. — Die Liadopsyllinae gehören nicht mit Sicherheit zu den echten Psyllina (Hennig 1969: 347).

Die schlanken, frei vorragenden Parameren der Männchen — ein Merkmal der Psylliformes — stehen bei dem ♂-Kreidefossil vertikal wie bei Psyllina; der Legeapparat des ♀-Kreidefossils stimmt in Bezug auf seine horizontale Lage und die fehlende Knickbarkeit ebenfalls mit den Psyllina überein; unter der Voraussetzung, daß die artlich zugehörigen ♂ bzw. ♀ ebenso ausgebildet waren, läßt sich aussagen, daß die *Lage der Kopulationsapparate* zueinander bei Psyllina und Kreide-Aleyrodina identisch ist und wahrscheinlich auch das Verhalten beim Kopulieren übereinstimmte (über die Länge des Legeapparats siehe unten).

Bei den tertiären *Aleyrodina finden sich, wie bei den rezenten, Verschiebungen des Kopulationsapparats, wobei die ♂ Parameren horizontal und die ♀ Legeapparate annähernd vertikal stehen, womit wohl Unterschiede im Verhalten gekoppelt sind.

Der Analapparat ist mindestens seit der Unterkreide in prinzipiell identischer Weise als kurze Doppelklappe ausgebildet — eine Synapomorphie der Aleyrodina, die auf *identische Ernährungs- und Ausscheidungsweise* schließen läßt.

Der bis zum Abdomen reichende Rüssel der beiden Kreidefossilien weicht stark vom gewohnten Bild der tertiären und rezenten Formen ab. Es ist jedoch wahrscheinlich, daß es sich bei dem Riesenrüssel nicht um ein ursprüngliches, sondern um ein abgeleitetes (konvergent?, synapomorph?) Merkmal handelt, das in Beziehung zur Ernährungsweise bzw. Wirtspflanze steht: Es gibt keinen Anhaltspunkt, daß zur Grundausstattung der Psylliformes oder der Sternorrhyncha ein so langer Rüssel gehörte (denn bei Psyllina und Coccina ist er stark umgebildet und verkürzt, bei Aphidina im allgemeinen nur kurz, s. unten), und von einer rezenten Form (*Aleurotithius timberlakei* Quaintance & Baker), die ebenfalls ein so langes Labium aufweist, ist bekannt, daß sie an Pflanzen mit einem so *dichten Haarfilz* (Hydrophyllaceae) lebt, „so that aleyrodids with mouthparts of usual length could not feed upon them" (Quaintance & Baker 1915: 106, 107).

In diesem Zusammenhang ist noch interessant, daß unter den Aphidina diejenigen Formen lange Rüssel aufweisen, die *an Borke und dicken schuppigen Ästen* leben; solche Formen sind, besonders als ungeflügelte Morphen, im Baltischen Bernstein häufig (Heie 1967: 187—188). *Man wird also wohl annehmen dürfen, daß die Kreide-Aleyrodina nicht an glatten weichen Pflanzenoberflächen saugend lebten.* Die rezenten Aleyrodina leben hauptsächlich an Angiospermen, vor allem Dicotyledonen (und man darf dies vom kurzen Rüsselbau her auch bei den tertiären vermuten), doch sind einzelne rezente auch an Moosen und Farnen saugend gefunden worden (Takahashi 1936, 1951, Visny 1941, Mound 1961). *Der Rüsselbau der Kreidefossilien scheint aber nicht dafür zu sprechen, daß diese Tiere in Ermangelung von Blütenpflanzen etwa an Moosen saugten.*

Auch die Starrheit und Stabilität des Legeapparats der ♀ Kreide-Aleyrodina spricht dafür, daß die Tiere (dieser Art) an relativ harten Pflanzenoberflächen lebten. Die Psylliformes stechen das Pflanzengewebe an und versenken nur den stielförmigen Fortsatz der Eier darin; nach caudal gerichtete Borsten auf dem Legeapparat, die vor dessen Spitze enden, dienen als Kontrolle für die Bohrtiefe. Solche Borsten, die ebenfalls stabiler sind als z. B. bei rezenten Aleyrodina, sind bei dem ♀ Kreidefossil erkennbar; ihr Insertionsort (130 μ Abstand von der Spitze des Legeapparats) läßt darauf schließen, daß die *Bohrtiefe größer als bei rezenten war, daß somit wahrscheinlich auch die Eistiele länger waren.*

Da bei Aleyrodina kein Anhaltspunkt für Wirtswechsel gegeben ist, und da sich die Aleyrodinalarven kurz nach dem Schlüpfen aus dem am Pflanzengewebe befestigten Ei festsetzen (was natürlich nur für rezente *Aleyrodina bekannt ist) und dort bis zur Imaginalentwicklung bleiben, die Imagines starke Bohrwerkzeuge für Nahrungsaufnahme und Eiablage aufweisen, besteht tatsächlich aller Grund anzunehmen, daß der *gesamte Lebenszyklus dieser Kreidealeyrodina auf massiven Pflanzenteilen* (zu denken wäre z. B. an Coniferen) ablief.

Die Umbildung des Legeapparats zu dem zierlichen, hochklappbaren mit winziger Spitze, geringer Sklerotisierung und kleinen „Kontrollbörstchen" versehenen Gebilde, wie es die rezenten Aleyrodina zeigen, war spätestens im Tertiär, d. h. nach Entfaltung der Blütenpflanzen (und möglicherweise im Zusammenhang mit deren Entstehung) vollzogen.

In welcher Weise die sehr unterschiedliche Ausbildung der Komplexaugen bei den Kreidefossilien bzw. den *Aleyrodina mit Verschiedenheiten in der Lebensweise in Beziehung stehen, ist noch ungeklärt. Ebenso ist unklar, weshalb die bei den Kreidefossilien noch vorhandene Medianocelle bei allen *Aleyrodina (spätestens seit Tertiär) fehlt.

Schließlich scheint sich die — ebenfalls nicht „erklärbare", aber auch bei anderen Gruppen feststellbare — Tendenz zur Reduktion der Antennengliederzahl (*Bernaea* 8, *Heidea* wahrscheinlich über 7) auf rezent maximal 7 (alle?) bemerkbar zu machen. Es bleibt unsicher, ob dies mehrfach als Konvergenz oder möglicherweise einmalig als Synapomorphie entstand.

Über die Flügel läßt sich aussagen, daß Umrißformen und Aderung schon mindestens seit der Unterkreide wie bei rezenten üblich ausgebildet sind, und daß mindestens seit dieser Zeit auch der unter den Sternorrhyncha einmalige und daher für Aleyrodina typische (sensorische) Flügelkopplungsmechanismus existiert. Wahrscheinlich dienen diese Borsten tatsächlich nur der *Kontrolle, nicht dem Mittransport der Hinterflügelbewegung*, denn die unter den Sternorrhyncha einmalige *Gleichartigkeit* der Meso- und Metathorax-Ausbildung spricht für *selbständige Flügelbewegung an beiden Flügelpaaren* (ebenfalls seit Unterkreide).

Während die vorgenannten Flügelmerkmale bei allen Aleyrodina konstant vorhanden sind, zeigt das gelegentliche Vorkommen von börstchentragenden Höckerchen am Flügelrand innerhalb von cretazischen bzw. tertiären bzw. rezenten, daß zu verschiedenen Zeiten mehrmals konvergent solche Flügelfeinstrukturen entstanden (oder verloren gingen?), die wohl für die Flugtüchtigkeit eine Rolle spielen (zu denken wäre an Korrektur von Turbulenzen oder Abreißen der Grenzschicht), und die je nach Bewegungsmodus der Flügel (rückschließbar aus den unterschiedlichen relativen Größen der die Flugmuskulatur enthaltenden Meso- und Metathorakalskleriten) und Aderausstattung (Stabilität, Oberflächenrelief, Rauhigkeit) an manchen Stellen notwendig oder entbehrlich sind.

K Welchen Effekt haben die Fossilien auf den bisher mit rezenten Formen erzielten Stammbaum der Hemiptera?

Der vor allem unter Palaeontologen verbreiteten Ansicht, Verwandtschaftsforschung könne nur zu einem sicheren Ergebnis führen, wenn sie von Fossiluntersuchungen ausgehe, wurde schon im Kapitel F entgegengehalten, daß selbst Fossilien

von offensichtlichem „missing-link-Charakter" nur grobe und unvollständige Aufklärung über die Verwandtschaftsbeziehungen liefern, und daß HENNIGS Prinzip der phylogenetischen Analyse, bei fossilen und rezenten Formen gleicherweise angewendet, die maximal mögliche Sicherheit in der phylogenteischen Aussage erreicht.

Im Beispiel der Kreide-Aleyrodina läßt sich zeigen, daß diese *Fossilien keinen zusätzlichen Aufschluß über die Beziehungen zwischen den Hemiptera-Teilgruppen* liefern, der über die Aussage des an rezenten Formen erzielten Stammbaums hinausginge; dasselbe gilt für die tertiären Aleyrodina: Sie beweisen keineswegs mit größerer Sicherheit die enge Verwandtschaft zwischen Aleyrodina und Psyllina (oder etwa die Monophylie der Sternorrhyncha oder der anderen Stammbaumelemente) als dies die Untersuchung der rezenten Formen ermöglicht. Im Gegenteil, die komplexen und unter den Hemiptera (bzw. sogar unter den Insekten) einmaligen Ausbildungen von Spermapumpe bzw. Speichelpumpe (Merkmale, die besonders sicher als Synapomorphie ersichtlich sind, SCHLEE 1969 a, 1969 e) können, wie alle Weichkörper-Merkmale auch bei in Harz eingebetteten Fossilien höchstens ausnahmsweise und bruchstückhaft erkannt werden, so daß die Fossilien einige besonders überzeugende Verwandtschaftsindizien nicht bieten können. Dies gilt im Prinzip für alle Insektenfossilien, denn Weichkörpermerkmale sind nie erhalten.

Demgegenüber liefern aber die *Fossilien zusätzliche Aufschlüsse über die Evolutionsschritte innerhalb der Gruppe* (hier: der Aleyrodina). Vom Studium der rezenten (und in diesem Fall auch der tertiären!) Aleyrodina her ist es z. B. nicht möglich, die Frage zu beantworten, ob die Wachsplatten zuerst entstanden und die zur Verteilung ihres Sekrets bei rezenten benutzten Borstenkämme erst später, oder umgekehrt. Die Kreidefossilien ermöglichen eine klare Aussage hierüber bzw. allgemein über die *Reihenfolge der Entstehung von Synapomorphien.* Sie erlauben die Auflösung des bei rezenten Aleyrodina konstant vorhandenen Merkmalskomplexes in zwei Gruppen: erstens die schon vor der Unterkreide entstandenen, und zweitens die erst später (in diesem Fall vor dem Eocän) entwickelten. Im speziellen Fall des Libanesischen Bernsteins wird durch seine Lagerung in einem Unterkreidehorizont, d. h. vor der Entfaltung der Blütenpflanzen, die Möglichkeit eröffnet, in günstigen Fällen für eine Anzahl Merkmale einen *Zusammenhang zwischen Merkmalsverschiedenheiten und Ökologie* aufzudecken, d. h. eine Erweiterung der Aussagen des Stammbaums im Sinne einer „erklärenden Deutung der Stammesgeschichte" (HENNIG 1969: 45). Gerade bei Formen, die rezent vorwiegend oder ausschließlich von Angiospermen leben, können sich dadurch interessante Erweiterungen der Kenntnis und des Verständnisses einer Gruppe ergeben.

Schließlich *erlauben allein die Fossilien die schrittweise Umwandlung der relativen Zeitachse des Stammbaums in eine absolute:* Bei Anwendung echt phylogenetischer Methodik (und nur dann — eine Problematik, die bei HENNIG 1969 ausführlich besprochen ist) ermöglichen sie konkrete Angaben über das Mindestalter monophyletischer Gruppen und — indirekt — auch über das Mindestalter der jeweiligen Schwestergruppe.

Weiterhin erbringen Fossilien interessante tiergeographische und andere Aussagen (wie in Kapitel B II aufgeführt), die mehr oder weniger eng mit den Verwandtschaftsverhältnissen, d. h. der Gliederung des Stammbaums verbunden sind.

Zusammenfassend ergibt sich somit, daß sich die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den verschiedenen Gruppen — wegen des größeren Merkmalsreichtums —

an rezenten Formen sicherer ermitteln lassen, daß durch Analyse von Fossilien zusätzliche, mit rezenten Formen nicht erzielbare Aussagen gewonnen werden können, so daß sich die Ergebnisse rezent-entomologischer und paläo-entomologischer Verwandtschaftsforschung zu einem wohlfundierten Gesamtbild ergänzen.

L Anhang: Die Deutung der Flügeladern der Aleyrodina

Die Benennung der Flügeladern der Aleyrodina erfolgt hauptsächlich[10]) nach zwei widersprüchlichen Systemen, die wohl auf Börner (1910) bzw. auf Patch (1909) sowie Quaintance & Baker (1915) zurückgehen. Die Äste der vorderen (Stamm-) Adergabel werden entweder als R + M oder als R 1 + Rs betrachtet, die nach hinten folgende Ader wird demzufolge als Cu bzw. M bezeichnet (über die noch weiter hinten liegenden Adern s. u.).

Leider hat sich die jeweils letztgenannte Alternative (nach Quaintance & Baker) allgemein verbreitet und wird jetzt wohl konventionell (Pesson 1951 in Grassé, Dumbleton 1956, Sampson & Drews 1941, etc.) verwendet (leider wurde sie versehentlich auch bei Hennig 1969 benutzt) — obwohl die Börnersche Deutung in überzeugender Weise in Einklang mit dem allgemeinen Bau des Insektenflügels steht, während die Benennung nach Quaintance & Baker nur formal erfolgte. Die Sorgfalt in den Arbeiten von Quaintance & Baker erzielte aber wohl von vornherein eine uneingeschränkte Glaubwürdigkeit und der vorbildliche monographische Charakter dieser Arbeiten ergab wohl automatisch, daß sich die Spezialisten dieses Systems bedienten. (In der handbuchartigen Bearbeitung in Grassé hätte man allerdings erwarten dürfen, daß der Bearbeiter die Gründe für die verschiedenen Auffassungen prüft, insbesondere, wenn er die Enderleinsche Abbildung mit veränderter Aderbenennung reproduziert.)

I. Die formale Deutung von Patch

Die Studie von Miss Patch (1909) über den Tracheenverlauf in „unreifen" Sternorrhyncha-Flügeln galt in erster Linie den Aphidina. Von Aleyrodina wurde 1 Art (*Aleyrodes* sp.) untersucht — und diese leider in einem relativ späten Entwicklungszustand, in dem die Tracheen nicht (mehr) vollzählig und nicht (mehr) völlig getrennt aus der Flügelbasis in die Flügelfläche eintreten. Außerdem ist bei der Reduktion der Aderzahl keine Handhabe zur Homologisierung der verbleibenden (hinteren) Flügeladern gegeben. Infolgedessen sind die Benennungen, die Miss Patch (l. c). den Adern der Aleyrodina zusprach, mit ihrem Material nicht bewiesen. Leider haben Quaintance & Baker (1915: 9, zweiter Absatz) diese Nomenklatur ohne Einschränkung übernommen.

Patch (l. c.: 106; fig. 21, 22; 33—36, etc.) weist für Aphidina und Psyllina allgemein nach, daß die Tracheenverhältnisse frisch geschlüpfter Imagines schon dem

[10]) Weber (1935: 22) hält die beiden Flügellängsadern ohne nähere Begründung für R + M bzw. Cu. — Heslop-Harrisons Ansicht (1955: fig. 7) deckt sich zwar formal mit der Börnerschen Aderbenennung, doch kommt diese Übereinstimmung, wie mir scheint, zufällig zustande, d. h. seine Deutung der Adern erscheint mir undurchsichtig und widersprüchlich: die konkave Clavusfurche wird z. B. bei Aleyrodina als CuP bezeichnet, während er sie bei Aphidina übersieht (seine „CuP" ist in Wirklichkeit die konvexe Cu1b), und bei Coccina wird die Clavusfurche als CuA benannt (die aber definitionsgemäß konvex ist), sowie „Rs" und „M" fehlgedeutet (cf. Schlee 1969 d).

typischen Aderverlauf der älteren Imagines gleichen — während im Nymphenstadium noch eine größere Anzahl Tracheenäste unabhängig voneinander aus der Flügelbasis entspringen — und diese werden durch Abzählen von vorn nach hinten benannt.

Diese fomale Benennung (= Homologisierung!) ist unbefriedigend. Schon in tracheenreichen Flügeln kann es leicht zu Fehldeutungen kommen. Bei *Psylla* (l. c., fig. 33) treten 7 Tracheen in die Flügelbasis ein, bei *Schizoneura* 4 (l. c., fig. 21), bei *Mindarus* (l. c., fig. 18) sind es nur 2. In der von PATCH gegebenen Deutung dieser Abbildungen entspringt z. B. die Ader „1stA" aus dem 6. bzw. 4. bzw. 2. Tracheenast. Ist die Zahl der Äste reduziert, so bleibt es unsicher, welche Adern als „verloren" gelten müssen.

Bei der von PATCH untersuchten Aleyrodide wurde der Flügel der frisch geschlüpften Imago untersucht. Hinter der als „R1"/„Rs" gedeuteten Adergabel ist nur eine einzige Trachee nachgewiesen (l. c.: 121; fig. 44) — sie wird von PATCH als Cu gedeutet. Hierfür liegt aber kein Beweis vor. Selbst wenn man die tracheenlose, nur als „very faint . . . tracing" (l. c.: 122) bezeichnete Spur als Ader („M") anerkennt, bleibt die Homologie der dahinterliegenden Ader mit CuA, CuP (PCu = 1. A) oder einer echten Analader offen.

Da man beim Flügel frisch geschlüpfter Imagines nicht mehr mit dem ursprünglichen und unabhängigen Tracheenverlauf rechnen kann (s. o.) und die als „M" gedeutete „tracing" nicht unabhängig aus der Flügelwurzel, sondern aus der vorderen Stammader zu entspringen scheint, ist auch fraglich, ob der hintere Gabelast tatsächlich den „Rs" oder den wirklichen M-Ast repräsentiert. — Daß die vordere Tracheengabel nicht immer R1/Rs darstellt und somit keine eindeutige Erkennungsmarke darstellt, zeigt die Abbildung einer Coccide (l. c., fig. 42), wobei durch „Sc"/ „Rs" eine Gabel vorgetäuscht wird.

Die Schwierigkeit in der Entscheidung, welche Adern bei Reduktion der Tracheenzahl ausgefallen sind, zeigt sich auch in der Deutung des Coccina-Geäders durch PATCH. Von den 4 zunächst vorhandenen Tracheen („M", „Cu", „1stA") bleibt nur eine einzige Ader; diese entspringt etwa im Bereich der Abzweigung der vorher vorhandenen „M"-Trachee von der Stammader und verläuft distal in der Linie, in der vorher die „Cu"- und „1stA"-Tracheen lagen. Es ist mit diesem Befund nicht zu entscheiden, wie die verbleibende Ader homologisiert werden muß, insbesondere wegen der vielfach realisierten Verschiebung des Aderursprungs nach distal (l. c., fig. 18, 21). Trotzdem wurde die verbleibende Ader (ohne Fragezeichen) als M gedeutet, offenbar, weil die Autorin annahm, daß die Aderreduktion von vorn nach hinten verläuft (wofür aber kein Anhaltspunkt vorliegt). Im Text (l. c.: 123) allerdings kommt PATCH zu dem Schluß, daß bei reduziertem Geäder „it is not improbable that the tracheation has lost its value as a basis for the venation. Certainly in the species studied there seems no necessary connection between the tracheae and the veins which are found later".

Bevor man aber den Versuch aufgibt, den Tracheenverlauf für die Deutung der Flügeladerung der Aleyrodina und Coccina heranzuziehen, sollte man versuchen, mit Nymphen von Aleurodicidae bzw. Margarodidae den Tracheenverlauf zu analysieren. Es ist zu erwarten, daß sich bei diesen relativ großen Formen auch hinsichtlich der Tracheenanordnung ebenso gute Aufschlüsse erzielen lassen wie mit der Flügeloberflächenstruktur.

II. Die formale Deutung nach Quaintance & Baker

Quaintance & Baker (1915) versuchten die Deutung der Flügeladerhomologien nur als formale Ableitung aus der Lage der vorderen Adern im Vergleich mit Psyllina-Flügelgeäder.

In dieser Sicht liegt das Problem darin, daß aus (ursprünglich) zahlreichen Adern (Psyllina) eine geringere Zahl (Aleyrodina) wurde und festgestellt werden muß, welchen Adern die Restadern homolog sind. Quaintance & Baker entschieden sich für die Deutung, daß beide Adern der ersten Gabel (R1/Rs) erhalten blieben (während alle anderen Adern ihre Gabel verloren und einästig wurden); ihre weitere Homologisierung beschränkt sich auf Abzählen der verbleibenden nach hinten folgenden Aderäste. Dies geschah wohl in Unkenntnis der Arbeit von Börner (1910) und somit unter Vernachlässigung der aufschlußreichen konkaven oder konvexen Lage der einzelnen Adern (s. u.), die sie nicht diskutieren. Davon abgesehen enthält die typologische Argumentation von Quaintance & Baker von vornherein einige bedenkliche Elemente: Sie schreiben „We find that the radius 1 and the radial sector are represented in exactly the same manner as in *Trioza*" (l. c.: 9), doch zieht bei *Trioza* und den anderen Psyllina die Ader R_1 in der Flügelmitte auf kürzestem Weg zur Costa — während Quaintance & Baker gerade den Verlauf eines langen R_1 in der distalen Flügelfläche erklären wollen (l. c., Tafel I, fig. 2—6). — Weiterhin entspringen bei *Trioza* die Äste R (R_1 + Rs), M und Cu aus einem Punkt der Stammader, was bei Aleyrodina nie der Fall ist. Noch ungünstiger wäre der Vergleich ausgefallen, wenn Quaintance & Baker nicht die bei *Trioza* (Triozidae) vorliegende Ausnahmesituation, sondern die bei allen übrigen Psyllina-Familien vorkommende „Norm" der Flügeladerkonstellation herangezogen hätten, denn hierbei entspringt Cu aus der Basis der M, während bei Aleyrodina die „Cu" (in der Deutung von Quaintance & Baker) ganz basal aus der Flügelwurzel entspringt. — Es ist bedauerlich, daß den beiden Autoren, deren Arbeit von sehr sorgfältiger Merkmalsbeobachtung zeugt, die Bedeutung der Clavusfurche entging, obwohl sie diese z. B. bei *Dialeurodicus pulcherrimus* (l. c., Tafel VIII, Fig. 5) selbst typischerweise als gerade hyaline Linie und Einkerbung des Flügelhinterrands darstellen — entsprechend ihrer eigenen *Trioza*-Abbildung (l. c., Tafel I, fig. 2); vielleicht hätten sie die Konsequenzen erkannt, wenn sie die Enderleinsche (1909) Abbildung von *Udamoselis* nicht zu ungenau reproduziert hätten. Es hätte ihnen auffallen können, daß sowohl bei ihrer *Trioza*-Abbildung als auch bei der *Udamoselis*-Originalzeichnung die Clavusfalte (in beiden Fällen als Analader bezeichnet!) die am besten charakterisierte Ader ist und in jeder Hinsicht in diesen Psyllina- bzw. Aleyrodina-Flügeln übereinstimmt und daher auf Homologie „verdächtig" ist. Diese Merkmale sind ihr gerade gestreckter Verlauf, ihre dünne, linienhafte Darstellung, ihr Ursprungspunkt an der Flügelbasis in Verbindung mit der Richtung ihres Verlaufs, ihr Ende bei einer Einbuchtung des Flügelhinterrandes und die Eigenheit, daß entlang dieser Clavusfurche der basale hintere Flügelabschnitt (Clavus) nach dorsal hochgekippt ist.

III. Die Benennung nach Börner (modifiziert) — Übereinstimmung mit dem allgemeinen Flügelbauplan der Insekten

Börner (1910) gab eine eingehende Begründung seiner Deutung des Geäders der Sternorrhyncha-Gruppen (und Auchenorrhyncha), die als Indizien die Beziehung

der Aderbasis zu den Axillarskleriten und die konvexe bzw. konkave Lage der Ader verwendet. Durch sorgfältige Beobachtung konnte er — offenbar erstmals — auch bei den „reduzierten“ Flügeladern von *Aleurodes* einen Adersatz feststellen, welcher der vielgerühmten *Udamoselis* prinzipiell entspricht.

Demnach (l. c.: 23) verläuft die Stammader (R + M) in der basalen Flügelhälfte konvex, und distal des Radius-Abzweigungspunkts konkav (als Media). Die nahe der Basis von der Stammader abzweigende Ader ist konvex (Cubitus). Noch weiter caudal und getrennt aus der Flügelbasis entspringend: die Clavusfurche[11]) ist stark konkav. Eine kleine Ader im Clavus wird als Axillarader bezeichnet. Genau dieselben Details lassen sich an dem Vorderflügel des Unterkreidefossils im Querschliff und auch in Aufsicht an Vorder- und Hinterflügel erkennen (Abb. 21, 22, 25).

Nach dem Schema des Flügelgeäders der pterygoten Insekten (cf. SNODRASS 1935, SEGUY 1959, HENNIG 1969, fig. 24) gilt als konvexe (+) bzw. konkave (−) Lage der Adern allgemein:

R 1 +	Rs −	M (MP) −	Cu 1 (Cu A) +
Cu 2 (CuP) −	PCu −	Clavusfurche −	A 1, 2 (V 1, 2) +

Eindeutigen Aufschluß ermöglicht die Kenntnis dieser Grundstruktur für die Deutung der folgenden Adern: 1) Der konvexe vordere Ast der Gabel ist R 1. 2) Die nicht aus der Stammader entspringende hintere Furche ist die Clavusfurche (die z. T. als aderlos gilt — ROSS 1965: 79 — oder in manchen Fällen die erste Analader, die ihrerseits als A = PCu bezeichnet wird, oder den zweiten Cubitusast (CuP, Cu 2) enthält. 3) Die davorliegende konvexe Ader ist der vordere Cubitusast (CuA, Cu 1).

Es fehlt bisher der Nachweis von M und Rs — und es ist der hintere Ast der aus der Stammader entstehenden Gabel noch unbezeichnet.

Die Deutung, daß diese Ader die Media (und nicht den Radialsektor) repräsentiert, erscheint wahrscheinlicher, da die Ader s t a r k konkav liegt (was z. B. bei Coccina und Aphidina nur der Media, nicht dem Radialsektor zukommt), und da bei den Nachbargruppen Coccina und Aphidina bei Aderreduktion stets zuerst der Rs verloren geht und ein Mediaast erhalten bleibt (PESSON in GRASSÉ, fig. 1399; SCHLEE 1969 d) (in diesem Fall kann wegen des unterschiedlichen Ursprungsorts dieser Adern die Benennung sicher erfolgen). Zugunsten der umgekehrten Deutung (hinterer Gabelast = Rs) ließe sich nur anführen, daß im H i n t e r flügel von Aphidina Radius und Radialramus vorhanden sind, während die Media verloren ging.

IV. Zusammenfasssung

Während die Benennung von R 1 unproblematisch ist, und die Deutung des hinteren Gabelastes als Rs bzw. M nach wie vor diskutabel ist (wobei mir M wahrscheinlicher erscheint), spricht die konvexe bzw. konkave Lage der hinteren Flügeladern eindeutig für eine Benennung als Cubitus, Clavusfurche (mit 1. Analader? = PCu) und Analader. Dies entspricht (mit Ausnahme der Deutung der Clavusfurche) der von ENDERLEIN (1909) verwendeten und von BÖRNER (1910) ausführlich begründeten Deutung. Für die von QUAINTANCE & BAKER (1915) verwendete und seit-

[11]) Bei BÖRNER (1910) im Text als „Clavusnaht“ bezeichnet und als Analader gedeutet; echte Analadern sind aber konvex. Die BÖRNERsche Deutung der Ax2 als „Clavusfurche“ ist falsch, denn die Clavusfurche liegt stets unmittelbar hinter Cu, nicht hinter Analadern (SNODGRASS 1935: 215 f., „vannal fold“; SEGUY 1959: 61, 153, suture clavale, CuP, vena dividens; ROSS 1965: 78, 79, cubital furrow Cu2).

her übernommene Aderbenennung sind keine gleichwertigen Argumente beigebracht worden.

Die von Patch (1909) als Randergebnis einer Aphidina-Untersuchung angegebene Benennung des Aleyrodina-Geäders ist nicht einsehbar begründet (dasselbe gilt für Coccina). Neue Untersuchung des Tracheenverlaufs in Nymphenflügeln von Großformen (Aleurodicidae bzw. Margarodidae) sind die Voraussetzung für eine weitere Diskussion der Homologievorstellung, wie sie bei Berücksichtigung der (konkaven bzw. konvexen) Flügeloberflächenstruktur erzielt wird.

Zusammenfassung

1. Neue Aufsammlungen von fossilem Harz („Bernstein") aus der untersten Unterkreide des Libanongebirges erbrachten Insekteninklusen, welche die ältesten mit allen Feinheiten der gesamten Körperoberfläche konservierten Insekten darstellen. Sie sind mehr als dreimal so alt wie die des Baltischen Bernsteins und lebten lange vor der Entfaltung der Blütenpflanzen.
2. Die mit Hilfe harzkonservierter Fossilien, speziell denen des Libanonbernsteins, lösbaren Fragestellungen werden erörtert.
3. Wegen der extremen Sprödigkeit und der vielfältigen Sichtbehinderung wurde eine differenzierte Methodik für die Bearbeitung des Libanonbernsteins entwickelt.
4. Aus der Gruppe der Aleyrodina werden ein ♂ und ein ♀ aus dem Unterkreidebernstein beschrieben. Die Beobachtungen erfolgten bei maximal 900-facher Vergrößerung nach gezieltem Anschleifen (Abstand zum Fossil minimal 0,015 mm) in verschiedenen Ebenen (dorsal, ventral, lateral, caudal, planparallel zum Flügel, etc.). Auf diese Weise können μ-Details und z. T. auch Muskelstränge erkannt werden.
5. Die beiden Unterkreidefossilien weichen von allen rezenten (und tertiären) Aleyrodina in einer Reihe von Merkmalen markant ab. Diese Merkmale sind fast alle als eindeutig plesiomorphe Merkmalsalternative kenntlich.
6. Dreizehn Aleyrodina aus dem tertiären Baltischen Bernstein (Sammlung Kopenhagen) werden bei 100-facher Vergrößerung untersucht; sie stimmen — auch in Bezug auf Synapomorphien — mit den rezenten Aleyrodina überein.
7. Die Ermittlung phylogenetischer Aussagen mit den Methoden der „Numerischen Taxonomie" (Phaenetik), Hennigs Prinzip der Verwandtschaftsforschung, und der Betrachtungsweise der „missing links" wird erläutert und diskutiert.
8. Die Kreidefossilien erweisen sich als Mitglieder der Stammgruppe (im Sinne von Hennig) der Aleyrodina (sensu lato). Die Tertiärfossilien gehören (wie die rezenten) zu den („echten") *Aleyrodina (sensu stricto).
9. Die phylogenetische Aussage von Flügelgeäder (Vorderflügel, Hinterflügel), Paronychium und imaginalen Wachsplatten wird diskutiert. Die Flügeladerung ist für die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Aleyrodina ohne Beweiskraft; hiermit dürfen Familien nicht definiert werden.
10. Die rezente *Udamoselis* ist keineswegs die „primitivste" rezente Aleyrodide; sie repräsentiert nicht den Grundplan der Aleyrodina. Vielmehr ist sie eine der

„hochentwickelten“ Formen, d. h. sie weist zahlreiche Autapomorphien auf (hierzu ist auch die beträchtliche Körpergröße zu rechnen, und mit der übergroßen Flügellänge hängt auch das relativ vollständige und deutliche Geäder zusammen).

11. Die (rezenten) Familien Aleurodicidae und Aleyrodidae sind erst typologisch und nicht voll befriedigend definiert; ihre Monophylie und ihr Verwandtschaftsverhältnis sind noch unbewiesen. Die systematische Stellung von *Udamoselis* innerhalb der *Aleyrodina ist mit der vorliegenden unzureichenden Kenntnis bis zu einem Neufund unmöglich zu klären. Die behauptete enge Verwandtschaft mit den Aleurodicidae ist unbewiesen.
12. Die Kreidefossilien ermöglichen keine zusätzlichen Aufschlüsse über die Beziehungen zwischen den Hemiptera-Teilgruppen, erlauben aber Aussagen über die Evolutionsschritte innerhalb der Aleyrodina.
13. Evolutionsbiologische Angaben werden gegeben.
14. Die verschiedenen Ansichten über die Deutung der Flügeladerung werden diskutiert. Die von PATCH, QUAINTANCE & BAKER (und nachfolgend weiteren Autoren) verwendete Aderbezeichnung wird als unzureichend begründet abgelehnt, die auf BÖRNER zurückgehende Deutung wird (modifiziert) befürwortet.

Summary

1. New collections of fossil resin („amber“) from the lowest part of Lower Cretaceous were taken in the Lebanon mountains. The insects embedded in the amber represent the oldest insects preserved with all the minute details of the body wall. They are more than three times as old as Baltic Amber and lived long before the development of the Angiosperms.
2. The problems which are to be solved by means of amber fossils, especially those of Lebanese Amber, are discussed.
3. A special method for the work on the fossils had to be developed because of extreme brittleness and the various elements which disturb clear visibility in the Lebanese Amber.
4. One male and one female Aleyrodina are described. The observations were made with a magnification up to 900:1. This was enabled by intentionally grinding the amber to levels near the fossil (distance minimum 0,015 mm). Exact lateral, ventral, dorsal, caudal, and wing-parallel levels could be observed on the same fossil. Details of minute size (1 μ) and muscle fibres could be seen.
5. Both Early Cretaceous fossils differ markedly from all the recent (and Tertiary) Aleyrodina in several characters. Nearly all of these features can be recognized as surely being in a plesiomorphic character state.
6. Thirteen Aleyrodina included in Baltic (Danish) Amber of the Copenhagen Collection were investigated with a magnification of 100. They correspond with the recent Aleyrodina, even in respect to synapomorphies.
7. Phylogenetic evaluations using the methods of „Numerical Taxonomy“ (phenetics), HENNIGS principle of phylogenetic research, and the „missing link“ mode of thinking are discussed.

8. The Cretaceous fossils prove to belong to the stem group (in the sense of HENNIG) of the Aleyrodina (sensu lato). The Tertiary fossils belong — as well as the recent ones — to the („genuine") *Aleyrodina (sensu stricto).
9. The phylogenetic evidence of wing venation (fore wing, hind wing), Paronychium and imaginal wax plates is discussed. The wing venation gives no evidence for the kinship relations within the Aleyrodina; families must not be defined by this feature.
10. The recent *Udamoselis* is by no means the „most primitive" recent Aleyrodid; it does not represent the Aleyrodina's ground plan. Moreover it is one of the highly derivative forms, exhibiting numerous autapomorphies (one of which is the enormous size). The relatively complete and distinct venation is connected with the large body size.
11. The (recent) families Aleurodicidae and Aleyrodidae are as yet defined in a unsatisfactory typological manner: their monophyly and their phylogenetic relations are still unproved. The systematic position of *Udamoselis* within the insufficient present knowledge based upon the single specimen, which has probably been destroyed. The assumed close kinship relation between *Udamoselis* and the Aleurodicidae is unproved.
12. The cretaceous fossils give no additional information upon the kinship relations between partial groups of Hemiptera, but are predicative for the evolutionary steps within the Aleyrodina.
13. Details on evolutionary biology are listed.
14. The various interpretations of the wing venation are discussed. The vein nomenclature used by PATCH, QUAINTANCE & BAKER (and following other authorities) is rejected, that of BÖRNER (slightly modified) is supported.

Literatur

BAKER, J. M. (1937): Notes on some Mexican Aleyrodids. — An. Inst. Biol. Mexico 8, 599—629.

BEKKER-MIGDISOVA, E. E. (1962): Homoptera. — In: ROHDENDORF et al., Osnovi paleontologii. Moskau, Isdatelstvo Akademii Nauk SSR, 161—225.

BEMIS, F. E. (1904): The Aleyrodids, or mealy winged flies, of California, with references to other American species. — Proc. U. S. Nat. Mus. 27, 471—537.

BÖRNER, C. (1910): Die Flügeladerung der Aphidina und Psyllina. — Zool. Anz. 36, 17—24.

COCKERELL, T. D. A. (1916): Insects in Burmese amber. — Amer. J. Sci. 42, 135—138.

COLLESS, D. H. (1967): The phylogenetic fallacy. — Syst. Zool. 16, 289—295.

COSTA LIMA, A. da (1928): Contribucao ao estudo dos aleyrodideos da subfamilia Aleurodicinae. — Suppl. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro 1, no. 4, 128—140.

DOBREANU, E. & MANOLACHE, C. (1955): Contribution à la connaissance des Aleurodes (Homoptera — Aleyrodina) de la Republique Populaire Roumaine. — Bul. sti., Bucarest (Biol.) (4), 7, 1053—1080.

— Contribution à la connaissance des Aleurodes (Homoptera — Aleyrodinea) de la Republique Populaire Roumaine. — Acad. Repub. Rom., Rev. Biol., Bucarest, 1 no. 2, 119—143.

DUMBLETON, L. J. (1956): The Australian Aleyrodidae (Hemiptera — Homoptera). — Proc. Linn. Soc. N. S. W. 81, 159—183.

ENDERLEIN, G. (1909): *Udamoselis*, eine neue Aleurodidengattung. — Zool. Anz. 34, 230—233.

EVANS, J. W. (1963): The phylogeny of the Homoptera. — Ann. Rev. Entomol. 8, 77—94.

FRAAS, O. (1878): Geologisches aus dem Libanon. — Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württ. 34, 257—391.

GOUX, L. (1946): Note sur la constitution des plaques cirières chez une Aleurodide (Hem.). — Bull. Mus. Hist. nat., Marseille, 6, 23—25.

HANDLIRSCH, A. (1906—1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig.

HARGREAVES, E. (1915): The life-history and habits of the greenhouse whitefly (*Aleyrodes vaporariorum* Westd.). — Ann. appl. Biol. Cambridge 1, 303—334.

HEIE, O. E. (1967): Studies on fossil Aphids (Homoptera: Aphidoidea). — Spolia zool. musei Haunensis 26, 1—273.

HEMPEL, A. (1923): Hemipteros novos ou pouco conhecidos da familia Aleyrodidae. — Rev. Mus. Sao Paulo 13, 1119—1191.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.

— (1957): Systematik und Phylogenese. — Ber. Hundertjahrfeier dtsch. Entomol. Ges. Berlin, 50—71.

— (1966): Phylogenetic systematics. — Urbana, Chicago, London.

— (1968): Taschenbuch der Zoologie 3, Wirbellose II (3. Aufl.), Leipzig.

— (1969): Die Stammesgeschichte der Insekten. — Senckenberg-Buch 49. Frankfurt.

— (im Druck): Insektenfossilien aus der unteren Kreide 2: Empididae (Diptera, Brachycera). — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 214.

HESLOP-HARRISON, G. (1955): The general character of the venation of the Homoptera. — Proc. Univ. Durham Phil. Soc. 12, 102—127.

ISLAS, F. (1951): Breve estudio morfologico del imago de la mosca prieta de los citricos (*Aleurocanthus woglumi* Ashby), Insecta — Homoptera — Aleyrodiidae. — An. Inst. Biol. Mexico 22, 313—322.

JOHN, K. (1876): Verhandl. K. K. geol. Reichsanstalt II. (Zit. nach FRAAS 1878).

LARSSON, S. G. (1965): Reflections on the Baltic Amber Inclusions. — Entom. Medd. 34, 135—142.

LEONARDI, G. (1910): Due nuove specie di Aleurodicus Douglas. — Boll. Lab. Zool. Portici 4, 316—322.

LEBERT, P. (1876/1878): Ohne Titel (Briefliche Mitteilung 1876 an FRAAS). In: FRAAS, O. 1878.

MAACK, R. (1969): Kontinentaldrift und Geologie des südatlantischen Ozeans. Berlin.

MOUND, L. A. (1961a): A new genus and four new species of whitefly from ferns (Homoptera — Aleyrodidae). — Rev. Zool. Bot. afr. Bruxelles, 64, 127—132.

— (1961b): Notes on the biology of *Aleyrodicus capiangae* Bondar (Homoptera: Aleyrodoidea). — Ann. Mag. nat. hist. London (13), 4, 345—348.

— (1965): An introduction to the Aleyrodidae of western Africa (Homoptera). — Bull. Br. Mus. nat. Hist., London (Ent.) 17, 113—160.

— (1966): A revision of the British Aleyrodidae (Hemiptera: Homoptera). — Bull. Br. Mus. (Nat. Hist). Ent. 17, No. 9, 397—428.

PATCH, E. M. (1909): Homologies of the wing veins of the Aphididae, Psyllidae, Aleurodidae and Coccidae. — Ann. ent. Soc. Amer. 2, 101—129.

PESSON, P. (1951): Homoptères. In: GRASSÉ, Traité de Zool. 10, 1216—1462.

QUAINTANCE, A. L. & A. C. BAKER (1915): Classification of the Aleyrodidae I + II. — U. S. Dept. Agric. Bur. Entomol. Techn. Ser. Nr. 27.

— (1917): A contribution to our knowledge of the white flies of the subfamily Aleyrodinae (Aleyrodidae). — Proc. U. S. Nat. Mus., Washington, No. 2156, 51, 335—445.

RUSSEGGER (1836): Reisen II, 780. (Zit. nach FRAAS 1878: 303).

ROSS, H. H. (1965): A Textbook of Entomology (3. Aufl.). New York London, Sydney.

SAMPSON, W. W. & E. A. DREWS (1941): Fauna mexicana IV. A review of the Aleyrodidae of Mexico. — An. Esc. nac. cienc. biol. Mexico D. F. 2 (1940), 143—189.

SCHLEE, D. (1966): Präparation und Ermittlung von Meßwerten an Chironomidae (Diptera). — Gewäss. Abwäss. 41/42, 169—193.

— (1968): Vergleichende Merkmalsanalyse zur Morphologie und Phylogenie der *Corynoneura*-Gruppe (Diptera, Chironomidae). — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 180, 1—150.

— (1969a): Sperma-Übertragung (und andere Merkmale) in ihrer Bedeutung für das phylogenetische System der Sternorrhyncha (Insecta, Hemiptera). — Z. Morph. Tiere 64, 95—138.

— (1969b): Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sternorrhyncha aufgrund synapomorpher Merkmale. — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 199, 1—19.

— (1969c): Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera). — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 210, 1—27.

— (1969d): Der Flügel von *Sphaeraspis* (Coccina), prinzipiell identisch mit Aphidina-Flügeln. — Stuttg. Beitr. Naturk. Nr. 211, 1—11.

— (1969e): HENNIG's principle of Phylogenetic Systematics, an „Intuitive, Statisico-phenetic Taxonomy"? A reply to Dr. COLLESS paper „The Phylogenetic Fallacy". — Syst. Zool. 18, 127—134.

SCHLEE, D. & H. G. DIETRICH (1970): Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. — N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 1970, 40—50.

SEGUY, E. (1959): Introduction à l'étude morphologique de l'aile des insectes. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (A) 21, 1—248.

SILVESTRI, F. (1911): Di una nuova specie di *Aleurodes* vivente sull' olivo. — Boll. Lab. Zool. Portici 5, 214—225.

SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. New York, London.

SOKAL, R. R. & P. H. A. SNEATH (1963): Principles of Numerical Taxonomy. San Francisco, London.

TAKAHASHI, R. (1936): Notes on the Aleyrodidae of Japan (Homoptera) IV. — Kontyû Tokyo 10, 150—151.

VISNYA, A. (1941): Vorarbeiten zur Kenntnis der Aleurodiden-Fauna von Ungarn, nebst systematischen Bemerkungen über die Gattungen *Aleurochiton*, *Pealius* und *Bemisia* (Homoptera). — Fragm. faun. hungar., Budapest, 4, Suppl., 1—19.

WEBER, H. (1929): Kopf und Thorax von *Psylla mali*. — Z. Morph. Ökol. Tiere 14, 59—165.

— (1931): Lebensweise und Umweltbeziehungen von *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hom. Aley.). Erster Beitrag zu einer Monographie dieser Art. — Z. Morph. Ökol. Tiere 23, 575—753.

— (1934): Die postembryonale Entwicklung der Aleurodinen (Hemiptera — Homoptera). Ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose der Insekten. — Z. Morph. Ökol. Tiere 29, 268—305.

— (1935): Der Bau der Imago der Aleurodinen. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie des Insektenkörpers. — Zoologica, Stuttgart, 33, Heft 89, 1—71.

ZWICK, P. (im Druck): [Plecoptera] in: Das Tierreich, Berlin.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Dieter Schlee, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3.